VISIT…

LANZAROTE

Caliente.COM

ISSN 0368-007X

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

В.Я. БЕРГЕР

АДАПТАЦИИ МОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ К ИЗМЕНЕНИЯМ СОЛЕНОСТИ СРЕДЫ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ
32 (40)

В.Я. БЕРГЕР

АДАПТАЦИИ МОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ К ИЗМЕНЕНИЯМ СОЛЕНОСТИ СРЕДЫ



ЛЕНИНГРАД
ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

УДК 575.4:577.4:591.1:594

Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. – Л.: Наука, 1986. – 214 с. – (Исслед. фауны морей; Т. 32 (40)).

В книге на основании собственных и литературных данных обосновано представление о существовании двух относительно независимых систем приспособления морских моллюсков к экстремальным и умеренным изменениям солености. Показаны различия механизмов соленостной резистентности и толерантности, реализующихся на молекулярном, клеточном и организменном уровнях организации. Рассмотрены экологические и морфо-функциональные аспекты адаптации моллюсков к меняющейся солености. Обсужден вопрос о формировании малакофауны водоемов с различным соленостным режимом.
Ил. – 95, табл. – 34, библиогр. – 473 назв.

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

ZOOLOGICAL INSTITUTE
EXPLORATIONS OF THE FAUNA OF THE SEAS

V. Ja. BERGER

ADAPTATIONS OF MARINE MOLLUSCS TO ENVIRONMENTAL SALINITY CHANGES

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

А. П. Андрияшев, Г. Н. Бужинская, А. Н. Голиков (редактор серии), *В. М. Колтун, А. В. Неелов, М. Г. Петрушевская, С. Д. Степаньянц, П. В. Ушаков, В. В. Хлебович*

Редактор выпуска

И. М. Лихарев

Рецензенты:

А. Н. Голиков, Ю. В. Наточин

Б $\frac{2001050100-548}{042(02)-86}$ 228-86 – I

© Издательство „Наука", 1986 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В течение 20 с лишним лет автор исследовал различные аспекты адаптации водных организмов к солености среды обитания. Эта работа, начатая в 1962 г. в Биологическом научно-исследовательском институте ЛГУ, была затем продолжена на Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР. В первое время основу составляли полевые наблюдения во время экспедиций на Белое, Баренцево, Берингово, Охотское и Японское моря. Постепенно к ним стали добавляться экспериментальные данные, полученные с помощью различных эколого-физиологических, цитологических, биохимических и паразитологических методов исследования. Расширение интересов и усложнение методического аппарата были вызваны естественным стремлением к комплексному разностороннему анализу приспособительных явлений, реализующихся, а следовательно, и подлежащих изучению на разных уровнях биологической интеграции. Корректная постановка экспериментов, использование различных методик и интерпретация полученных данных стали возможными лишь при условии неоценимой помощи, поддержки и доброжелательной критики коллег, с которыми мне довелось работать или обсуждать как частные, так и общебиологические вопросы.

В связи с этим хочу выразить глубочайшую признательность Г.М. Беляеву, Г Г. Винбергу, Г. А. Виноградову, Т. А. Гинецинской, А. Н. Голикову, А. К. Дондуа, А. А. Добровольскому, А.В. Жирмунскому, А.А. Заварзину, В.Г.Кулачковой, В.В. Луканину, Ю. В. Наточину, А.Д. Наумову, Ю. И. Полянскому, Л. Н. Серавину, А. Д. Харазовой, В. В. Хлебовичу и Л. М. Ярославцевой.

Много значила помощь в сборе материала, оказанная мне командами научно-исследовательских судов „Ладога" (капитан А. И. Максимов), „Онега" (капитан Е. Д. Стельмах), „Картеш" (капитан Я. Е. Стельмах) и водолазом-инструктором В. И. Катаевым. Большую работу по постановке экспериментов, обработке цифрового и графического материала и подготовке его к печати проделали в разное время Н. М. Ковалева (Чернышева), Е. И. Лихарева, Л. Г. Рыбакова и З. П. Староверова, которых я также прошу принять мою искреннюю благодарность. Это относится и к старшему инженеру Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР Ю. Н. Курзикову, в течение многих лет помогавшему в изготовлении, налаживании и эксплуатации различных экспериментальных установок и оборудования.

„Адаптивное регулирование есть тайна, скрытая в загадке, спрятанной внутри головоломки".

Р. Калаба (1962, с. 355)

ВВЕДЕНИЕ

Среди всех типов животного мира моллюски занимают второе место после членистоногих по количеству видов. Они привлекают внимание исследователей большим морфологическим разнообразием, широким диапазоном размеров (от миллиметров до метров), своеобразием внутреннего строения, особенностями поведения и физиологии, а также богатством палеонтологической летописи. Обращает на себя внимание и значительная экологическая пластичность этих животных. Наиболее широко представленные в море от литорали до ультроабиссальных глубин (Беляев, 1966), моллюски весьма многочисленны в пресных водоемах и на суше. Самую значимую группу составляют растительноядные формы и детритофаги, более редки хищные и паразитические виды. Живя часто огромными сообществами, быстро размножаясь, моллюски представляют собой важнейший фактор преобразования среды и воздействия на экосистемы особенно в наиболее продуктивных шельфовых биоценозах. Одновременно с этим они дают прекрасные примеры влияния на организм условий обитания. Перечисленные особенности, интересные для исследователей разного профиля (экологов, физиологов, биохимиков, цитологов и др.), послужили автору основой для выбора этих животных в качестве объекта изучения.

В последнее время резко повысился интерес к проблемам экологии. Это обусловлено рядом причин и, в частности, усилением антропогенного влияния на окружающую среду и возрастающим дефицитом пищевых ресурсов. Применительно к гидросфере и ее обитателям эти аспекты проблемы не менее значимы, чем для суши и населяющих ее организмов. Все более угрожающих размеров достигают загрязнение морей и пресных вод, зарегулирование стока рек, нарушение гидрологического режима различных водоемов и целый ряд других изменений, вызванных деятельностью человека.

Длительное время считалось, что океан неисчерпаем. Однако практика рыболовства и добычи „нерыбных" объектов убеждает в обратном. К настоящему моменту интенсивный промысел привел к тому, что многие виды, ранее весьма многочисленные, либо перестали существовать как промысловые объекты, либо исчезли вовсе. Сложившаяся ситуация ставит перед гидробиологией целый ряд важных задач, от решения которых во многом зависит будущее нашей планеты. Очевидно, что прежде всего необходимо перейти от бесконтрольного

или недостаточно контролируемого промысла к разведению различных гидробионтов.

Проведению акклиматизационных мероприятий и попыткам культивирования тех или иных гидробионтов должны предшествовать детальные исследования адаптаций этих организмов к абиотическим факторам среды (Жирмунский, 1971б, 1981). Без этого невозможно достичь оптимизации условий для разных онтогенетических стадий и добиться максимальной реализации биологических потенций того или иного вида (Гербильский, 1965).

Соленость – один из важнейших абиотических факторов среды. Относительно постоянная в открытом море, она подвергается весьма существенным изменениям в прибрежной зоне, в эстуариях и в некоторых других участках с неустойчивым гидрологическим режимом. Амплитуда и продолжительность соленостных колебаний зависят от количества осадков и размеров материкового стока, таяния льда, течений и ряда других условий. Способность гидробионтов существовать при значительных изменениях солености (эвригалинность) обусловлена различными приспособлениями, анализ которых позволяет разделить эвригалинные организмы на две основные группы. К одной из них принадлежат гомеосмотические животные (осморегуляторы). Другая образована пойкилоосмотическими организмами (осмоконформерами). Эвригалинность организмов, составляющих первую группу, обусловлена наличием у них осмотической регуляции, основанной на работе механизмов активного транспорта ионов, прежде всего натрия и хлора, достаточно хорошо изученных на примере позвоночных животных, ракообразных и некоторых полихет (Lockwood, 1962; Гинецинский, 1963; Potts, Parry, 1964; Наточин, 1967, 1976; Prosser, 1977, и др.).

Многие пойкилоосмотические организмы, не способные регулировать осмотическое давление жидкости внутренней среды, отличаются тем не менее значительной эвригалинностью. К ним относятся различные беспозвоночные, обитающие в солоноватых водоемах, на литорали морей и в эстуариях рек. Соленостные адаптации этих животных весьма разнообразны и гораздо хуже изучены, чем соответствующие приспособления гомеосмотических организмов. Морфо-функциональные основы эвригалинности осмоконформеров связаны с системой их клеточных адаптаций (Крепс, 1929; Савватеев, 1952; Remane, Schlieper, 1958; Жирмунский, 1962), депонированием поступающей в организм воды (Beadle, 1931), внутриклеточной изоосмотической регуляцией (Florkin, Schoffeniels, 1969; Gilles, 1979), изоляцией организма от внешней среды (Беляев, 1957; Todd, 1964a). Однако соотношение отдельных уровней организации в общей системе адаптационных механизмов, а также их роль в поддержании функциональной активности на относительно постоянном уровне при изменениях солености среды изучены крайне недостаточно. Часто либо вовсе отрицаются клеточные адаптации к солености среды некоторых пойкилоосмотических животных, в частности моллюсков (Гинецинский, 1963), либо абсолютизируется значение какой-то одной стороны жизнедеятельности клетки, например аминокислотной осморегуляции, которой приписывается роль основного, если не единственного

механизма соленостных адаптаций осмоконформеров (Lange, 1972; Gilles, 1975). Кроме того, в большинстве случаев не дифференцируются адаптации к умеренным и экстремальным изменениям солености, хотя имеется достаточно оснований ожидать значительные различия механизмов резистентности и толерантности к абиотическим факторам среды (Precht, 1958, 1964; Полянский, 1964; Kinne, 1971, и др.). Все это делает очевидной необходимость детального исследования адаптаций к солености различных беспозвоночных, среди которых морские моллюски составляют весьма значительную группу. Несомненно также, что исследование системы этих приспособлений, являющихся более примитивной, исходной формой адаптации, чрезвычайно важно не только для анализа эволюционных аспектов проблемы эвригалинности, но и в целом необходимо для создания общей теории адаптации (Уоддингтон, 1970).

Глава I

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ТЕОРИИ АДАПТАЦИИ

Адаптация – одно из основных биологических явлений, реализующихся на разных уровнях организации живых систем. Изучение адаптаций ведется представителями всех специальностей, начиная от исследователей, работающих в области молекулярной биологии, и кончая теми, кто интересуется приспособительными явлениями, протекающими на популяционном и биоценотическом уровнях. Различия методических приемов и принципиальные отличия подходов у специалистов того или иного профиля рождают значительные трудности в создании общей теории адаптации, отсутствующей до сих пор, несмотря на то что выяснение вопроса „...почему у животных и растений возникают структуры и способности, которые позволяют им успешно выполнять их удивительные жизненные функции в самых необычных условиях, часто весьма неблагоприятных...", является одной из основных биологических проблем (Уоддингтон, 1970, с. 14). Анализу этой проблемы, вопросу систематизации приспособительных явлений посвящена огромная литература, детальное рассмотрение которой не входит в нашу задачу. Однако в этом многообразии точек зрения, подходов и классификаций представляется необходимым выбрать определенные аспекты, без чего анализ собственных данных и использование литературного материала, равно как и чтение этой работы будут весьма затруднительны. Не задаваясь целью создать еще одну классификацию адаптаций, автор счел необходимым заранее уточнить свою позицию в этом вопросе и сформулировать основные используемые определения, не абсолютизируя последние, а только придавая им операционный характер.

Как правило, не встречает возражений утверждение о том, что под адаптацией понимаются полезные изменения, повышающие шансы организма, популяции или вида в борьбе за существование. Выдвижение на первое место целесообразности приспособительных явлений, отличающих адаптации от любых других биологических реакций, приводит к тому, что адаптивными считаются как любые ароморфные изменения, например, появление целома, формирование трех- или четырехкамерного сердца у позвоночных и т. п., так и явления типа реакции зрачка на изменение освещенности. Такой подход, уходящий корнями еще в древнюю философскую сентенцию о том, что „...все существующее целесообразно", является основным для многих авторов (Adolph, 1956, 1964; Prosser, 1958, 1977; Kinne, 1963, 1964, 1971; Dill et al., 1964; Hoar, 1967, и др.).

В результате термин „адаптация" оказывается чисто феноменологическим и не предполагает какой-либо характеристики механизмов, лежащих в основе приспособительных явлений (Слоним, 1969; Хлебович, Бергер, 1975; Хлебович, 1981). Очевидно, что подобная тенденция при всей справедливости требований анализа биологической значимости исследуемых реакций страдает и целым рядом существенных недостатков. Прежде всего оценка „полезности" тех или иных изменений не свободна от субъективности и несет значительную долю антропоморфизма. Кроме того, „полезные" события, протекающие на одном уровне организации живого, могут быть нейтральными или имеют отрицательные последствия для биосистем иного уровня. Так, например, откусывание самкой богомола *Mantis religiosa* головы самца для того, чтобы снять тормозящее действие его головного ганглия и сделать возможной копуляцию (Roeder, 1937), может считаться полезным для вида в целом, но едва ли будет рассматриваться как адаптация особи, в данном случае самца богомола. И, наконец, последним, но далеко не единственным и весьма значительным недостатком такого подхода является уже упоминавшееся чисто феноменологическое описание адаптивных явлений, оставляющее вне поля зрения механизмы, лежащие в их основе.

В сложившейся ситуации к термину „адаптация" многие авторы стали добавлять различные прилагательные, пытаясь охарактеризовать те или иные аспекты рассматриваемых явлений. Так возникли адаптации: фено- и генотипические, фило- и онтогенетические, генетические и негенетические, модификационные, физиологические (функциональные) и морфологические, эволюционные, ценогенетические, видовые, популяционные, организменные, тканевые, клеточные, молекулярные, немедленные и длительные, обратимые и необратимые и т. д. Это далеко не полное перечисление позволяет выделить по крайней мере три основных принципа характеристики и классификации приспособительных явлений: 1) по уровню организации биосистем; 2) по генетической природе; 3) по времени (продолжительности) их формирования и закрепления. Каждый из этих подходов вносит свой вклад в раскрытие сущности феномена адаптации. Не характеризуя их подробно, остановимся главным образом на особенностях каждого из них и тех требованиях, которые должны быть учтены при анализе адаптаций.

Весьма перспективным и все более утверждающимся в анализе биологических явлений вообще и адаптаций в частности является использование теории систем (Bullock, 1955; Precht, 1958; Ушаков, 1963; Шкорбатов, 1971, 1973, и др.). Большинство исследователей едины во мнении, что основная особенность животных и растений заключается в их организации, которая представляет собой систему иерархически подчиненных структур или уровней. При этом для каждого уровня организации живой материи характерен специфический тип координации или управления функциями (Шмальгаузен, 1961).

Наиболее детальную систему классификации адаптаций, основанную на применении представлений об уровнях организации живой материи, предложил Б. П. Ушаков (1963), выделивший 6 типов адаптаций: 1) межвидовые (ценотические), 2) видовые, 3) популяционные, 4) се-

мейно-стадные или репродуктивные, 5) организменные, 6) клеточные. Все субклеточные приспособительные изменения он рассматривает как „элементарные адаптивные реакции". Как справедливо замечает Г. А. Шкорбатов (1973), термин „элементарная адаптивная реакция" представляется не очень удачным, так как к „элементарным", строго говоря, должны относиться величины одного порядка, а в адаптивных реакциях субклеточного уровня принимает участие множество иерархически подчиненных внутриклеточных структур, вплоть до молекулярных, обладающих разной сложностью, интегрированностью и не всегда являющихся „элементарными". По мнению Г. А. Шкорбатова, лучше употреблять общий термин „адаптивная реакция", которым мы и будем пользоваться в дальнейшем для обозначения процессов адаптации, идущих на субклеточном уровне. Использование этого термина целесообразно еще из-за необходимости отграничиться от понятия „элементарное адаптационное явление" (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), которым обозначается появление на эволюционной арене того или иного генотипа и его размножение в определенных условиях.

До настоящего времени остается открытым вопрос о количестве уровней организации биосистем. Однако в рамках рассматриваемой проблемы его решение не столь важно. Более существенно, каким образом специфика отдельных уровней организации отражается на характере соответствующих адаптивных явлений и на характере адаптации иных уровней.

Совершенно очевидно, что всякая адаптация представляет собой комплексное явление, своего рода ко-адаптацию структур более низких уровней организации. В связи с этим сформулированное Д. Баркрофтом (1937) применительно к организму положение о том, что всякая адаптация есть интеграция, должно быть распространено и на адаптации иных уровней организации. Таким образом, необходимость дифференцированного изучения адаптивных явлений на различных уровнях организации с учетом их специфических особенностей и необходимость иметь представление об их взаимосвязи в общей системе адаптаций более высоких уровней составляют одно из основных требований исследований адаптаций.

Наряду с представлениями о живой материи как об иерархически подчиненной системе отдельных уровней организации существенное значение для общей теории адаптации имеет представление об устойчивости систем, считающейся одним из самых характерных свойств жизни (Шмальгаузен, 1946). Тесно переплетаясь со взглядами Д. Баркрофта на интегрированность адаптаций и со взглядами ряда авторов (Ушаков, 1963; Гербильский, 1965, и др.) на адаптацию как способность обеспечить целостность живых систем, представление о функциональной устойчивости позволило сформулировать одно из самых удачных, на наш взгляд, определений понятия адаптации (Шкорбатов, 1971, с. 146): „Адаптация (приспособление) – совокупность реакций биологической системы, поддерживающих ее функциональную устойчивость при изменении условий окружающей среды". Используя термин „функциональная устойчивость", автор подчеркивает, что речь идет не о статическом, а о динамическом характере адаптационных процессов.

Среди всего многообразия адаптаций, выделяемых и по-разному обозначаемых отдельными авторами, можно видеть два принципиально различных явления. С одной стороны, это генетические (генотипические) адаптации, передаваемые организму по наследству и базирующиеся на „неопределенной изменчивости", а с другой – негенетические (фенотипические) адаптации, не передаваемые потомству и являющиеся результатом прямого действия среды на организм (Prosser, 1958; Kinne, 1958, 1964, 1971; Schlieper, 1960; Лобашов, 1963; Жирмунский, 1966; Хлебович, Бергер, 1975; Хлебович, 1981, и др.). Такое разделение, на наш взгляд, не противоречит уже упоминавшимся попыткам использовать системный подход при классификации адаптаций, а, наоборот, дополняет его, уточняя природу рассматриваемых приспособлений.

Синонимами фенотипической адаптации, часто встречающимися в современной литературе, являются негенетические адаптации (Kinne, 1958, 1964, 1971), индивидуальные адаптации (Гаузе, 1941; Hoar, 1967; Слоним, 1969, 1971; Серавин, 1972, и др.), физиологические адаптации (Prosser, 1958, 1977), экологическая приспособляемость (Гаузе, 1941), модификационные адаптации (Александров, 1975) и др.

Многие из этих разновидностей фенотипической адаптации обозначены несколько неопределенно, в связи с чем возможны некоторые неправильные толкования. Так, например, представление о фенотипической адаптации как о физиологической как бы предполагает отсутствие морфологических проявлений, что явно невозможно. В конечном счете любая адаптация, и гено-, и фенотипическая, есть приспособление к конкретным факторам среды, т. е. является экологической. Поэтому использование определения „экологическая" только для характеристики процессов фенотипической адаптации представляется неудачным.

Разделение адаптаций на гено- и фенотипические, несмотря на внешне сходные проявления, очень важно, ибо в их основе лежат разные механизмы, и каждая из этих форм адаптации имеет различную роль в эволюционном процессе. Необходимо отметить, что отношения между фено- и генотипической адаптациями весьма не простые. Прежде всего эти явления и соответствующие им понятия не альтернативны, как может показаться на первый взгляд. Связь между ними аналогична связи между генотипом и фенотипом. Генотип определяет норму реакции, которая может реализоваться тем или иным образом в зависимости от воздействия конкретных факторов среды и особенностей организма, подвергающегося этому воздействию. Таким образом, амплитуда фенотипических преобразований определена генотипически. Способность к фенотипической адаптации и тот механизм, с помощью которого она реализуется, следует рассматривать как результат эволюционного процесса (Kinne, 1963). В этом отношении как генотипические, так и фенотипические адаптации – различные стороны одного явления, разграничение которых в ряде случаев оказывается затруднительным. В связи с этим следует напомнить предложение Б. П. Ушакова (1965) вычленять лишь отдельные (фено- и генотипическую) компоненты адаптации. Так или иначе, но дифференцированный подход к анализу этих двух типов адаптации (или двух компонентов адаптации) представляется совершенно необходимым.

Наряду с разделением гено- и фенотипических адаптаций целесообразно, по-видимому, выделение и отдельных форм каждого из этих типов адаптивных явлений. Так, например, Л. Н. Серавин (1972), рассматривая фенотипические адаптации и называя их физиологическими или индивидуальными, выделяет две формы – поведенческую адаптацию и привыкание, характеризуя их следующим образом.

1. Благодаря адаптивному поведению животное осуществляет перемену среды, тем самым избегая контакта с действующим агентом. В процессе привыкания окружающая среда остается прежней, изменяется сам организм.

2. В результате поведенческой адаптации устойчивость организма к вредящему агенту сохраняется, а благодаря привыканию повышается.

3. То, что в результате адаптивного поведения сохраняется постоянство внутренней среды животного – не причина адаптации, а лишь ее следствие. Привыкание высших животных к измененной среде осуществляется благодаря сохранению постоянства внутренней среды. В этом случае постоянство ее – причина адаптации.

Привыкание, как справедливо отмечает Л. Н. Серавин (1972), – одна из основных форм фенотипического приспособления[1] организмов и клеток к новым условиям существования, приводящая к повышению устойчивости (стабильности) живой системы к действующему фактору и обеспечивающая полное или частичное восстановление функций, первоначально нарушенных действием агента. Нормализация функциональных отправлений организма или клетки обеспечивает компенсацию внешнего воздействия при изменении условий существования.

Для обозначения явлений компенсации предложен термин „акклимация" (acclimation), под которой понимают „компенсаторные изменения, возникающие в организме при длительном отклонении какого-либо одного фактора внешней среды от первоначального уровня" (Prosser, 1977, с. 19). Представление об акклимации занимает важное место в круге проблем, касающихся изучения фенотипических адаптаций. Может показаться, что „акклимация" – синоним привыкания. Действительно, всякая акклимация есть привыкание, однако не всякое привыкание сопровождается компенсаторными изменениями. Об акклимации можно говорить только в том случае, когда имеет место привыкание, при котором наряду с другими явлениями происходят и компенсаторные функциональные изменения. Обычно под акклимацией понимают адаптацию к одному какому-нибудь фактору при неизменности других факторов среды. Следствием этого являются два момента. Во-первых, тем самым акклимацию следует считать элементарной формой природных фенотипических адаптаций, как правило, к комплексу факторов. Во-вторых, эту форму адаптации очень сложно изучать в природе. Строго говоря, она доступна исследованию только в виде лабораторного эксперимента. Требование исследовать акклимацию лишь в лабораторных условиях становится очевидным, если учесть еще одну особенность этих явлений: они

---

[1] В большинстве случаев именно эта форма и обозначается как фенотипическая адаптация.

осуществляются не только к одному фактору среды, но и к определенной дозе этого фактора, к определенному шагу изменений среды, что возможно почти исключительно в искусственной обстановке. Лишь в редких случаях, при периодических изменениях природных факторов и определенных пределах их суточной, приливо-отливной или сезонной ритмики можно говорить о природной акклимации (Bullock, 1955; Segal, 1961). Из сказанного очевидны также различия между акклимацией и акклиматизацией (acclimatization). Последняя рассматривается обычно как приспособление к комплексу природных факторов.[1] Весьма схематично отношение между ними можно представить следующим образом. Происходящая в природе акклиматизация к ряду факторов осуществляется как бы взаимодействующим комплексом акклимационных процессов, которые в этом случае оказываются ее составляющими. К сожалению, весьма часто как в отечественной, так и зарубежной литературе понятие акклимации и акклиматизации отождествляются. Как при всяком отождествлении части и целого оперирование этими понятиями как синонимами может привести и приводит к отрицательным последствиям.

Как любое другое явление адаптацию можно рассматривать статически, вне изменений биосистемы того или иного уровня, протекающих во времени, либо анализировать изменения, прослеживая превращения этой системы. Преимущества второго подхода были использованы и при классификации адаптаций. Одна из первых попыток такой классификации была предпринята Проссером (Prosser, 1958), который выделил:

1) немедленные, срочные реакции (стимуляция органов чувств, реакции типа шока), длящиеся минуты;

2) регуляторные процессы, стабилизирующие состояние организма (приспособительные изменения скоростей реакций), длящиеся часы;

3) компенсации изменений среды (акклимации), продолжающиеся дни или недели;

4) негенетические трансмиссии (цитоплазматическое наследование) – несколько жизненных циклов;

5) селекция генетических адаптаций (отбор мутантов, возникновение пород, экотипов, рас, формирование видов), затрагивающая многие поколения.

Другие авторы выделяют различное количество типов адаптаций и дают им иные названия, сохраняя, однако, временной принцип классификации. Так, например, Ф. З. Меерсон (1973) считает целесообразным разделять все приспособительные реакции на кратковременные и долговременные. В сводке „Стратегия биохимической адаптации" (Хочачка, Сомеро, 1977) выделяются три основных типа адаптаций: 1) эволюционные адаптации – самые длительные адаптивные процессы; 2) акклимации или акклиматизации, требующие от часов до месяцев для своего завершения; 3) немедленные адаптации, при которых изменения в среде вызывают адаптивный ответ практически немедленно.

---

[1] Единого мнения об определении „акклиматизации" нет (см. подробнее Шкорбатов, 1973; Карпевич, 1975, и др.). В большинстве случаев акклиматизацию трактуют как реакцию приспособления группы особей, осваивающих новые для них условия жизни.

Даже столь схематичные разделения адаптаций по продолжительности их возникновения, формирования и закрепления позволяют выделить адаптивные явления, имеющие разную природу и разные механизмы и хорошо согласующиеся с рассмотренными выше фено- и генотипическими адаптациями. Однако эта сторона использования фактора времени в качестве критерия для классификации адаптаций менее важна, чем те преимущества, которые дает изучение динамики адаптивных явлений (Бергер и др., 1970а; Бергер, 1971а; Хлебович, 1974; Хлебович, Бергер, 1975).

Переходя к рассмотрению динамики процессов адаптации, следует прежде всего остановиться на анализе такого явления, как гомеостаз. Первоначально термин „гомеостаз" (homeostasis) был введен для обозначения способности организма поддерживать постоянство параметров внутренней среды при изменениях во внешней среде (Cannon, 1932). В дальнейшем, однако, он стал использоваться гораздо шире применительно ко всяким проявлениям регуляции по принципу обратной связи в живых и неживых системах (Rao, 1958; Александров и др., 1966; Hoar, 1967; Саркисов, 1977, и др.). При всей справедливости требования употреблять этот термин только в более узком, первоначальном значении, положение осложнялось отсутствием соответствующего понятия, характеризующего стабилизацию функционального уровня на фоне лабильности параметров внутренней среды. Чтобы выйти из этого затруднения автору пришлось, например, в более ранней работе (Бергер, 1971а) пользоваться не очень удачным термином „функциональный гомеостаз". В 1972 г. появилась работа Л. Н. Серавина, посвященная анализу понятия „гомеостазис", в которой он предложил термин „анастатическая регуляция".

Яркие примеры одного из этих типов регуляции дают гомеотермные и гомеосмотические организмы, гомеостатическая регуляция которых базируется на согласованной работе систем органов, осуществляющих работу против физиологического градиента. Так, например, гомеосмотические животные поддерживают постоянство осмотического давления внутренней среды (рис. 1) посредством активного транспорта ионов жабрами, покровами, органами выделения и др. (Krogh, 1939; Shaw, 1960; Гинецинский, 1963; Наточин, 1967, 1976).

Анастатическая регуляция характерна для животных, не способных к поддержанию постоянства внутренней среды при изменениях во внешней среде (рис. 1). Часто (Prosser, 1958; Kinne, 1971, и др.) таких животных называют „конформерами" (conformers). Обычные примеры конформеров – пойкилотермные и пойкилоосмотические организмы, не регулирующие соответственно температуру тела или осмотическое давление внутренней среды. Несмотря на отсутствие такой регуляции, количество эврибионтных организмов среди конформеров очень велико. Эвригалинные пойкилоосмотические животные обычны в местах обитания с меняющимся соленостным режимом, таких как литораль и эстуарии (Remane, Schlieper, 1958). В основе способности конформеров приспосабливаться к изменениям внешней среды, не регулируя среду внутреннюю, лежат анастатические регуляторные процессы, осуществляемые

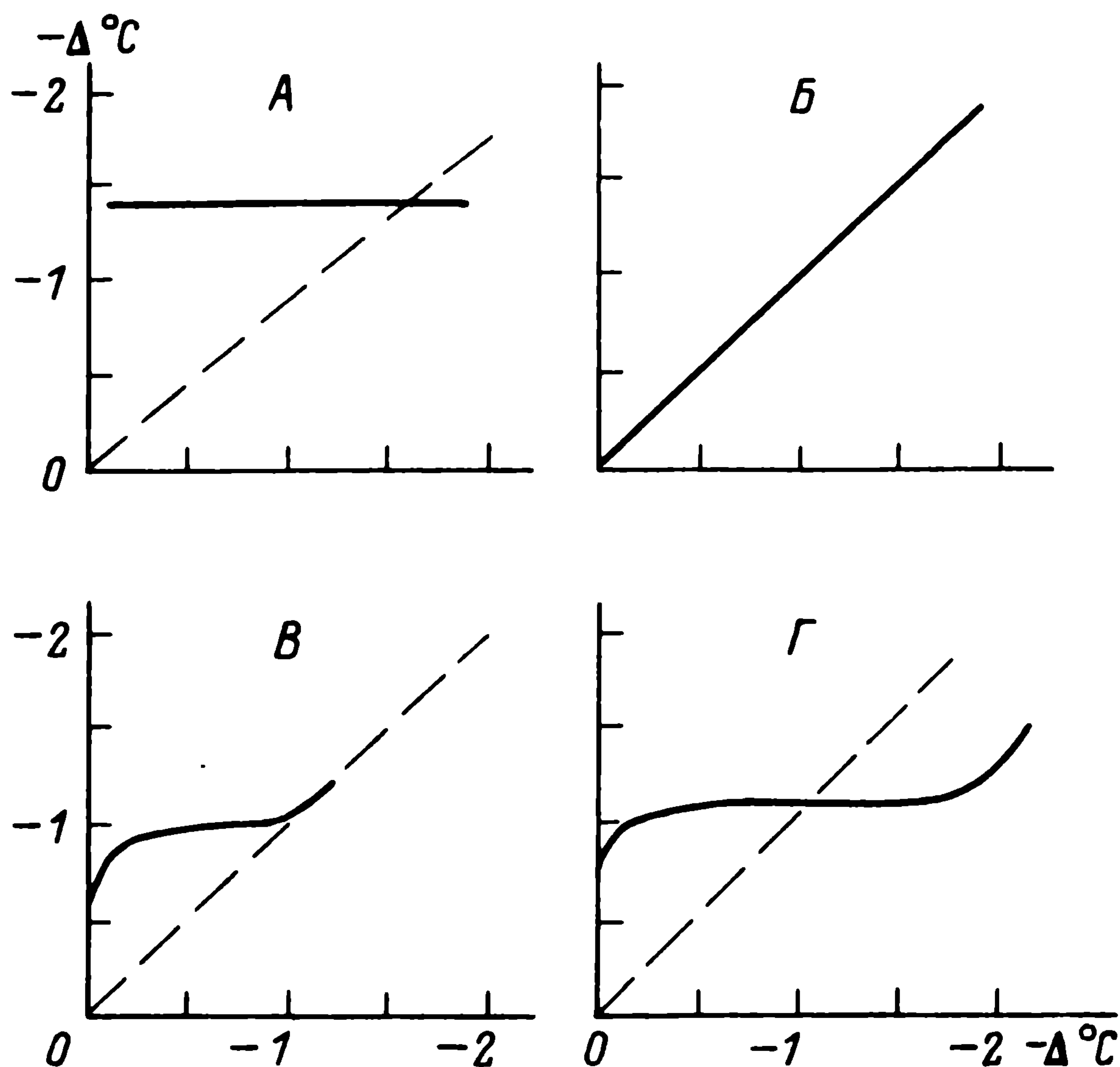


Рис. 1. Основные типы осморегуляции водных животных (Vernberg, Vernberg, 1972).

По оси ординат – депрессия точки замерзания внутренней среды, – °С; *по оси абсцисс* – депрессия точки замерзания внешней среды, – °С. *А* – совершенные осморегуляторы; *Б* осмоконформеры; *В* – гиперосмотическая регуляция при низкой солености; *Г* – гипер- и гипоосмотическая регуляция. *Прерывистая линия* – состояние изотонии.

не на уровне целого организма, а на более низких уровнях организации: клеточном и молекулярном.

Следует отметить, что деление организмов на конформеров и регуляторов, являясь справедливым и необходимым, вместе с тем оказывается несколько схематичным. В зависимости от дозы фактора (в различных участках его диапазона) один тип регуляции, а следовательно, и базирующаяся на нем форма адаптации может сменяться другим у одного и того же организма. Приведем конкретные примеры. Многие эвригалинные ракообразные, особенно амфиподы и изоподы, при воздействии низких соленостей способны поддерживать гипертонию внутренней среды и в этом случае оказываются организмами гомеосмотическими (рис. 1). При более высокой концентрации морской воды они утрачивают способность к осмотической регуляции и становятся пойкилоосмотичными (Беляев, 1951; Lockwood, 1962; Виноградов, 1976, и др.). Эти формы, у которых в зависимости от дозы фактора анастатическая регуляция может сменяться гомеостатической, были названы Г М. Беляевым (1951) амфиосмотическими, хотя, по-видимому, правильнее называть их гетероосмотическими, сохранив термин Г. М. Беляева за гомеосмотическими животными, способными как к гипер-, так и в равной мере к гипоосмотической регуляции (Хлебович, 1974).

Имеется также немало примеров, когда животные, лишенные гомеостатической регуляции, на ранних этапах онтогенеза приобретают эту

способность в ходе индивидуального развития. Так, эвригалинная полихета *Nereis diversicolor* получает способность к осмотической регуляции и как следствие к жизни почти в пресной воде только на стадии поздней метатрохофоры, т. е. после формирования первого метанефридия (Smith, 1957).

Кроме того, имеются данные, что при длительном пребывании организма в новых условиях в клетках и тканях животных, регулирующих параметры внутренней среды, происходят значительные сдвиги метаболизма (Барбашова, 1960; Исаакян, 1972, и др.). Следовательно, в ряде случаев анастатическая регуляция может у одного и того же организма развиваться при продолжительном привыкании на гомеостатическом фоне. С другой стороны, гомеостатическая регуляция в конечном счете обеспечивается функционированием клеточных систем отдельных, часто специально для этих целей дифференцированных клеток и тканей. При этом специализированные для выполнения гомеостатической регуляции клетки зачастую не приобретают качественно новые механизмы, а лишь многократно усиливают, на этот раз уже в интересах всего организма, какую-нибудь первоначальную присущую им функцию. Так, лежащий в основе деятельности осморегуляторных систем механизм транспорта ионов, главным образом натрия и хлора, присущ всякой живой клетке. Особые клетки почек, жабр и других органов осуществляют тот же процесс, но уже в иных масштабах. В этом отношении можно говорить о том, что гомеостатическая регуляция формируется в эволюции на более древней основе клеточных анастатических механизмов. Иными словами, гомеостатическая форма регуляции в известном смысле преадаптирована соответствующими анастатическими механизмами.

Для любых регуляторных систем, работающих по принципу положительной и отрицательной обратной связи, свойствен нелинейный характер переходных процессов (Дришель, 1960; Гродинз, 1966; Милсум, 1968; Уоддингтон, 1970, и др.). Так как фенотипические адаптации (привыкание) осуществляются благодаря работе анастатической и гомеостатической форм регуляции, положение о нелинейности переходных процессов остается справедливым и в данном случае. Действительно, накоплен большой экспериментальный материал, показывающий, что адаптивные перестройки, происходящие на разных уровнях биологической интеграции, имеют фазный характер (Adolph, Adolph, 1925; Гаузе, 1941; Лобашов, 1949; Полянский, 1957; Grainger, 1958; Prosser, 1958; Серавин, 1958, 1959а, 1959б, 1972, и др.). Под фазностью адаптационного процесса, как правило, понимается особенность реагирования живых систем, заключающаяся в том, что первичная реакция на изменение факторов среды приводит к значительному отклонению системы от нормы и сопровождается потом возвращением к норме или установлением нового стабильного уровня. Особенно сильны отклонения, непосредственно происходящие вслед за изменениями в среде. Такой тип реагирования охарактеризован Г. Ф. Гаузе (1941) как „избыточное реагирование", синонимами которого можно считать „превышение" и „занижение" – „over-" и „undershoot" (Grainger, 1958), „перерегулирование" (Карандеева, 1966) и др. Считая избыточное реагирование одной из наиболее характерных

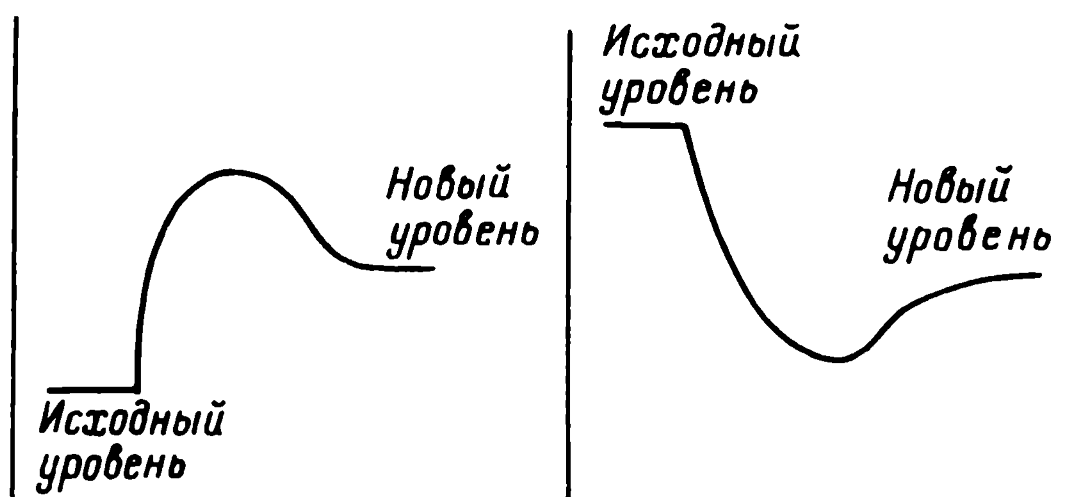


Рис. 2. Схематическое изображение избыточного реагирования организма на внешнее воздействие (Гаузе, 1941).

По оси ординат – величина функции; *по оси абсцисс* – время.

черт фенотипической приспособляемости, Г. Ф. Гаузе приводит схему, которая, на наш взгляд, удачно характеризует ход процесса (рис. 2).

Следует отметить, что в каждом конкретном случае характер процесса может быть более сложным, чем на приведенной схеме. Прежде всего при изменении функционального уровня может происходить как частичное восстановление, что показано на рисунке, так и полная нормализация функциональной активности, сопровождающаяся возвращением системы к исходному уровню. Кроме того, в ходе акклимационного процесса может наблюдаться не одно, а серия отклонений, постепенно затухающих во времени (Grainger, 1958; Дришель, 1960).

Аналогичным образом происходят функциональные перестройки и при отвыкании, вызванном возвращением акклимированного к новым условиям организма в исходную внешнюю среду. Фазность процесса отвыкания (деакклимации) отмечалась рядом авторов (Adolph, 1964; Бергер и др., 1970а).

Анализируя особенности динамики акклимации (и деакклимации), весьма важно рассмотреть вопрос о сроках завершения этих адаптивных перестроек. В зависимости от природы регуляции, анастатической или гомеостатической, длительность регуляторного акта, приводящая систему к исходному или новому стабильному уровню, оказывается разной. Гомеостатические механизмы более совершенны. Быстрота гомеостатической регуляции обеспечивается имеющими относительно небольшую инерционность механизмами, деятельность которых координируется нервной и (или) эндокринной системами. Филогенетически более древняя анастатическая регуляция, как правило, менее мобильна. Есть основание предполагать, что механизмы анастатической регуляции обладают большей инерционностью (Бергер и др., 1970а). В ответ на изменение факторов внешней среды разные функции организма компенсируются в разной степени и за разное время. Размах первоначальных отклонений от нормы, так же как скорость (сроки) и характер нормализации различных функций зависят от интенсивности внешнего воздействия, от того, на каком этапе онтогенеза и в каком функциональном состоянии находится организм и от ряда других причин. В связи с этим для завершения процесса акклимации в каждом конкретном случае может требоваться различное время. Однако, как показывает анализ соответствую-

щей литературы (Бергер и др., 1970а; Хлебович, Бергер, 1975; Хлебович, 1981), можно с большей или меньшей вероятностью считать акклимированным такой организм, который содержался в измененных условиях не менее двух недель.

Отмеченная выше универсальность динамики процессов фенотипической адаптации, заключающаяся в их фазности и более или менее значительной продолжительности, предъявляет определенные требования к проведению экспериментов и к трактовке полученных данных. Это важно отметить прежде всего в связи с тем, что многие авторы ограничиваются постановкой „острых опытов", когда длительность воздействия на организм не превышает одного-двух дней. Естественно, что при таких коротких сроках процесс акклимации, как правило, не завершается и большинство функций оказывается нестабилизированными. Любые исследования, цель которых – получение сравнимых данных, должны проводиться на организмах с завершенной акклимацией. При этом мы не отрицаем значение острых опытов, но вслед за И. В. Ивлевой М. Н. Попенкиной (1968) и другими авторами (Schlieper, 1960) настаиваем (Хлебович, Бергер, 1975) на необходимости в каждом конкретном случае учитывать, на какой фазе процесса акклимации находится объект в момент опыта. Методически соблюсти это условие, на наш взгляд, гораздо сложнее, чем работать с уже заведомо акклимированным организмом. Если постановка специальных опытов по изучению динамики процессов адаптации по какой-либо причине затруднительна или не нужна, необходимо выдерживать организм в новых условиях не менее 10–15 дней.

Особенности динамики адаптационного процесса и его весьма значительную продолжительность следует учитывать и при выяснении пределов адаптационной пластичности организмов, реализующейся при акклимации (акклиматизации). Следствием приспособления к новым условиям среды является изменение резистентности и толерантности организма в направлении, адекватном внешнему воздействию. Явление адаптивного увеличения резистентности и толерантности общеизвестно (Жирмунский, 1962, 1971а; Kinne, 1964, 1971; Александров и др., 1966; Хлебович, 1974; Schlieper, Theede, 1975, и др.). Вопрос об адаптационной пластичности организма непосредственно связан с вопросом о пределах фенотипической адаптации. Проблема физиологических критериев вида или популяции, неоднократно обсуждавшаяся в литературе (Prosser, 1955, 1957; Беляев, 1957; Ушаков, 1959; Schlieper, 1960; Жирмунский, 1971а; Шкорбатов, 1973; Хлебович, Бергер, 1975; Бергер, 1976в, и др.), требует для своего решения надежных методов, позволяющих разграничить фено- и генотипическую компоненту адаптации. Между популяциями, обитающими в различных условиях, могут существовать физиологические различия, определяющиеся фенотипически и (или) генотипически. Для выяснения природы этих отличий необходимо каждый раз определять пределы фенотипической адаптации. Это может быть сделано с помощью постепенной и достаточно длительной акклимации животных (Карпевич, 1947, 1960б, 1968; Schlieper, 1960; Segal, 1961; Хлебович, Кондратенков, 1971, 1973). Несмотря на очевидность сказанного, весьма часты случаи выделения так называемых физиологических рас даже без проведения

элементарной одноразовой акклимации, только на основании обнаружения физиологических отличий организмов, обитающих при разных условиях. Из сказанного выше следует, что функциональные различия, выявленные путем острых экспериментов без предварительной акклимации организмов к одинаковым условиям, не могут быть достаточным основанием для того, чтобы возводить их в ранг генетических. Это обстоятельство будет учтено при рассмотрении результатов исследований, выполненных на моллюсках, обитающих в различных морях либо живущих в пределах одного водоема в местах, сильно отличающихся по гидрологическому режиму.

Три охарактеризованных принципа классификации адаптаций являются далеко не единственными. Не останавливаясь детально на обсуждении всех подходов к анализу адаптивных явлений, рассмотрим кратко еще один из них. Как уже отмечалось выше, отношение к абиотическим условиям оценивается по резистентности и толерантности[1] организмов и клеток (тканей). В зависимости от того, в каком диапазоне – резистентности или толерантности – исследуется влияние фактора, различаются две формы адаптации: „resistance-" и „capacity adaptation" (Precht, 1958, 1964; Segal, 1961; Kinne, 1964, 1971; Prosser, 1964, 1977, и др.). Следует отметить, что подобное разделение форм адаптации до сих пор недостаточно принято. Во многих работах, и особенно в отечественной литературе, понятия резистентности и толерантности, равно как и соответствующие типы адаптации, остаются нечетко определенными, что по крайней мере частично обусловлено отсутствием адекватных русских терминов. К сожалению, сложность положения не ограничивается только терминологической путаницей. Весьма мало примеров детальных исследований, характеризующих особенности адаптивных явлений в зависимости от интенсивности действия факторов среды. Вместе с тем есть достаточные основания считать, что толерантность и резистентность организма обусловлены принципиально различными механизмами (Полянский, 1964; Precht, 1964; Prosser, 1964; Hoar, 1967; Kinne, 1971; Vernberg, Vernberg, 1972, и др.). В настоящее время вопрос об этом продолжает оставаться открытым.

Разделение всего диапазона того или иного абиотического фактора среды только на зоны резистентности и толерантности не означает утверждения об однородности адаптивных явлений, протекающих в пределах каждой из этих зон. Так, например, в ряде работ (Насонов, 1948, 1949, 1959; Ильинская, Ушаков, 1952; Ушаков, 1952; Лопатина и др., 1953; Жирмунский, 1962, и др.) показано, что при действии летальных, но

---

[1] В том случае, когда организм не может приспособиться к среде и в конце концов погибает, принято говорить о резистентности (устойчивости), тестируемой по проценту погибших особей, продолжительности жизни целого организма или отдельных его частей (клеток, тканей), а также по дозе фактора, вызывающей гибель 50 или 100% особей (LD_{50} или LD_{100}) или приводящей к гибели к определенному условленному сроку. В тех случаях, когда фактор среды не вызывает гибели организма, а только влияет на те или иные функции, которые могут частично или полностью восстанавливаться в процессе акклимации, принято говорить о толерантности.

относительно слабых концентраций различных веществ в клетках развиваются приспособительные явления, приводящие к значительному увеличению продолжительности переживания. В то же время в более крепких летальных концентрациях адаптационные процессы подавлены и в связи с этим даже частичная репарация повреждения невозможна. Эти закономерности, определяющие зависимость устойчивости клеток от концентрации действующего агента, оказались применимыми и к целым организмам (Жирмунский, 1957, 1960; Жирмунский, Киселева, 1957; Серавин, 1959а, 1962). Л. Н. Серавин (1958, 1959а, 1959б, 1962), исследовавший действие летальных концентраций химических веществ и разбавленной морской воды на различных простейших и турбелярий, выделил зону подавления, где адаптационные явления, ослабляющие действие летального фактора, не проявляются, и зону временной адаптации, где они имеют место, но оказываются недостаточно эффективными, чтобы обеспечить неограниченное по времени выживание животных. В таком рассмотрении отдельных форм устойчивости подкупает использование тех преимуществ, которое дает упоминавшееся выше исследование динамики процессов адаптации.

Охарактеризованные подходы к исследованию адаптивных явлений должны быть, по-видимому, взяты за основу при изучении и анализе приспособлений, обеспечивающих моллюскам способность существовать при значительных изменениях солености среды обитания. Основное внимание следует уделить адаптационным процессам, протекающим на различных уровнях организации, попытавшись при этом не только проанализировать особенности адаптаций и адаптивных реакций молекулярного, клеточного, тканевого, организменного и популяционного уровней, но и представить их взаимосвязь внутри комплекса адаптационных механизмов, обеспечивающих эвригалинность моллюсков.

Известно, что функциональные особенности организма могут определяться как спецификой среды обитания, так и филогенетическим положением данного вида. Эти представления, утвердившиеся в отечественной биологии еще с работ И. М. Сеченова (1878), были затем четко сформулированы Е. М. Крепсом (1937), подчеркивавшим, что общие черты могут быть выявлены при сравнительном физиологическом анализе у животных, обитающих в сходных условиях или имеющих общее происхождение. Обнаруженные различия могут быть обусловлены соответственно особенностями экологии или филогенетической удаленностью сравниваемых животных. В связи с этим целесообразно выявить особенности соленостных адаптаций: 1) моллюсков, относящихся к одним и тем же или близким видам, обитающим в морях с различной соленостью или населяющим в пределах одного моря участки с различным соленостным режимом (литораль, сублитораль, эстуарии и др.); 2) моллюсков, филогенетически удаленных друг от друга, но обитающих в сходных экологических условиях.

Наряду с величиной внешнего воздействия для различных, в том числе и водных организмов, существенное значение имеют продолжительность, а также характер, скорость и периодичность флуктуаций того или иного абиотического фактора. Эти особенности изменения внешних

условий, учитывающиеся в классификации экологических факторов (Мончадский, 1962), особенно важны для обитателей эстуариев и литорали, адаптации которых к колебаниям солености существенно отличаются от приспособления организмов, населяющих водоемы с плавным градиентом концентраций солей (Беляев, Чугунова, 1952). Кроме того, для верхних участков континентального шельфа многих морей характерны не только кратковременные изменения гидрохимического режима, связанные с приливо-отливными явлениями, осадками и испарением, но и продолжительные сезонные колебания солености. В связи с этим возникает необходимость оценить адаптивные реакции на различные по продолжительности изменения солености. В этом отношении наиболее показательны результаты экспериментов, выполненных на моллюсках, обитающих при постоянно флуктуирующей солености (эстуарии), и на моллюсках, подвергающихся воздействию длительных сезонных изменений этого фактора.

Очень часто расхождение результатов исследований, выполненных разными авторами на одних и тех же видах животных, трактуется как следствие различий так называемого функционального (физиологического) состояния. Эти несоответствия возникают из-за постановки экспериментов на подопытных организмах, характеризующихся различными стадиями зрелости, находящихся на разных этапах жизненного цикла, имеющих различный режим питания и т. д. В связи с этим возникает необходимость стандартизации экспериментального материала: отбор одноразмерных моллюсков, собранных, как правило, после окончания периода размножения либо находящихся в ювенильном состоянии.

Вместе с тем целесообразно и специальное исследование адаптивных явлений с учетом биологических особенностей подопытных животных. Следуя этому принципу, автором анализировались особенности соленостных адаптаций моллюсков, различающихся по ряду признаков. Прежде всего были рассмотрены изменения адаптивной способности моллюсков в ходе их индивидуального развития: у эмбрионов, личинок, неполовозрелой молоди и взрослых особей. Были также прослежены те изменения, которые возникают у половозрелых животных в период размножения или являются следствием их размерно-весовых различий. Кроме того, многие моллюски служат промежуточными хозяевами трематод и часто характеризуются очень высокой зараженностью этими паразитами. Эта особенность биологии моллюсков, имеющая существенное значение, в большинстве случаев вообще не учитывается, а исследуемые моллюски рассматриваются как стерильные. Таким образом, возникает необходимость исследовать взаимоотношение паразитов и их хозяев – моллюсков и роль этих отношений в процессах адаптации.

Исходя из изложенных представлений, в настоящей работе предпринята попытка решить следующие задачи.

1. Выяснить вопрос о соотношении и роли адаптивных реакций на различных уровнях организации в общей системе приспособления моллюсков к изменениям солености среды.

2. Рассмотреть закономерности адаптаций к различным по длительности и интенсивности изменениям солености. Выяснить их роль в распределении моллюсков в пределах одного водоема и в различных морях, отличающихся по соленостному режиму.

3. Проанализировать закономерности формирования малакофауны водоемов с различной соленостью и рассмотреть проблему эволюции комплексов адаптаций, лежащих в основе соленостной толерантности и резистентности моллюсков.

Глава 2

ОСОБЕННОСТИ МАЛАКОФАУНЫ ВОДОЕМОВ РАЗЛИЧНОЙ СОЛЕНОСТИ

Моллюски встречаются в водоемах всех типов: пресных, солоноватых, морских и гипергалинных. Подобно другим гидробионтам они наиболее многочисленны в море. По мере увеличения или уменьшения солености малакофауна резко обедняется. Прежде чем рассмотреть закономерности этих изменений, охарактеризуем основные типы водной фауны и классификации водоемов по их солености.

2.1. Основные типы фауны гидробионтов и классификации водоемов по солености

Соленость воды в открытом море довольно постоянна и составляет около 35 ‰, т. е. 35 г растворенных солей на 1 л воды. Ее колебания крайне незначительны. В поверхностных слоях океана соленость может в ряде случаев опускаться до 32 ‰ или подниматься до 38 ‰. Однако существует целый ряд водоемов с иным режимом изменений этого фактора. В неретических участках окраинных морей, эстуариях, заливах, лагунах и т. д., характеризующихся значительным притоком пресных вод, обильными осадками или интенсивным испарением, соленость может снижаться до нескольких промилле либо, наоборот, достигать весьма высоких величин. Так, например, в Красном море соленость основных водных масс равна 41 ‰. В лагуне Мадре (США) и в Сиваше весьма обычны величины порядка 50–80 ‰ и выше. На Багамских островах в прибрежных прудах соленость достигает 155 ‰ (Pearse, Gunter, 1957). В глубинах Красного моря зарегистрированы горячие (56 °C) воды с соленостью 250–300 ‰ (Brewer et al., 1969). Таким образом, общий диапазон солености природных вод составляет от 0 ‰ до полного насыщения, происходящего в зависимости от температуры и ионного состава при разных величинах, близких к 360 ‰ (Kinne, 1971).

Более 95 % всей воды на земном шаре находится в море. Основную часть оставшихся 5 % составляют пресные воды, тогда как доля солоноватых и особенно гипер- и ультрагалинных вод крайне мала. Все эти водные массы характеризуются значительными отличиями их флоры и фауны, послужившими основой для большинства классификаций водоемов различной солености (Möbius, Heincke, 1883; Johansen, 1918; Redeke, 1922, 1933; Välikangas, 1926, 1933; Книпович, 1938; Remane, 1940; Caspers,

1956; Dahl, 1956; Зенкевич, 1959; Segestråle, 1959, и др.). В ряде случаев имеющиеся классификации отражают не общие, а скорее частные и региональные особенности фауны, вызванные изменениями концентрации солей. Это неудивительно. Фаунистические классификации, основанные на анализе действия только одного фактора среды, могут быть применимы лишь в том случае, когда этот фактор является доминирующим для всех или по крайней мере для большинства видов (Kinne, 1971). Подобные ситуации крайне редки. Обычно видовой состав и динамика экосистем определяются многими экологическими факторами. Кроме того, биологический эффект того или иного параметра внешней среды может определяться в основном его крайними значениями и особенностями флуктуации, а не средними величинами, обычно принимаемыми во внимание. И, наконец, одна и та же соленость может вызывать разные реакции в зависимости от ионного состава и ряда других как биотических, так и абиотических факторов, в особенности температуры, содержания растворенных газов, субстрата и др.

Все эти уточнения, ставящие под сомнение точное выделение отдельных зон в пределах общего спектра солености, не означают, однако, отрицания основных различий, существующих между главными типами водной фауны – морской, пресноводной, солоноватоводной и фауной гипер- и ультрагалинных водоемов.

Морская фауна, являющаяся наиболее древней и, по-видимому, исходной, характеризуется наибольшим разнообразием. Пресноводная фауна, также сложившаяся в весьма отдаленном геологическом прошлом (Бирштейн, 1949), значительно обеднена по сравнению с морской. В пресных водах не обнаружены радиолярии, сифонофоры, сцифомедузы, коралловые полипы, гребневики, сипункулиды, эхиуриды, приапулиды, бороздчатобрюхие, панцирные, лопатоногие, головоногие и боконервные моллюски, плеченогие, щетинкочелюстные, пантоподы, погонофоры, иглокожие и оболочники. Представители многих других крупных таксонов являются преимущественно морскими и лишь в единичных случаях обитают в пресных водах. К таким животным относятся гидромедузы, немертины, полихеты и элазмобранхии. Несмотря на сравнительно большую обедненность, пресноводная фауна характеризуется подобно морской высоким рангом эндемизма (Хлебович, 1962, 1969, 1974). Полностью или почти исключительно пресноводными являются солнечники, олигохеты, пиявки, коловратки, жаброногие раки, кладоцеры, двоякодышащие рыбы, амфибии и некоторые другие группы животных. Обитание в пресных и морских водоемах эндемичных типов и классов и практически полное отсутствие общих видов свидетельствуют о несмешиваемости этих типов фауны и о наличии между ними импедидной границы. Существование границы, разделяющей морскую и пресноводную фауны, наглядно иллюстрируется кривой, характеризующей изменение относительного количества водных беспозвоночных в зависимости от солености среды обитания (рис. 3).

Минимальное количество видов приходится на соленостную зону порядка 5–8 ‰, названную В. В. Хлебовичем (1962, 1974) „критической соленостью" и соответствующую выделявшейся ранее (Remane, 1934)

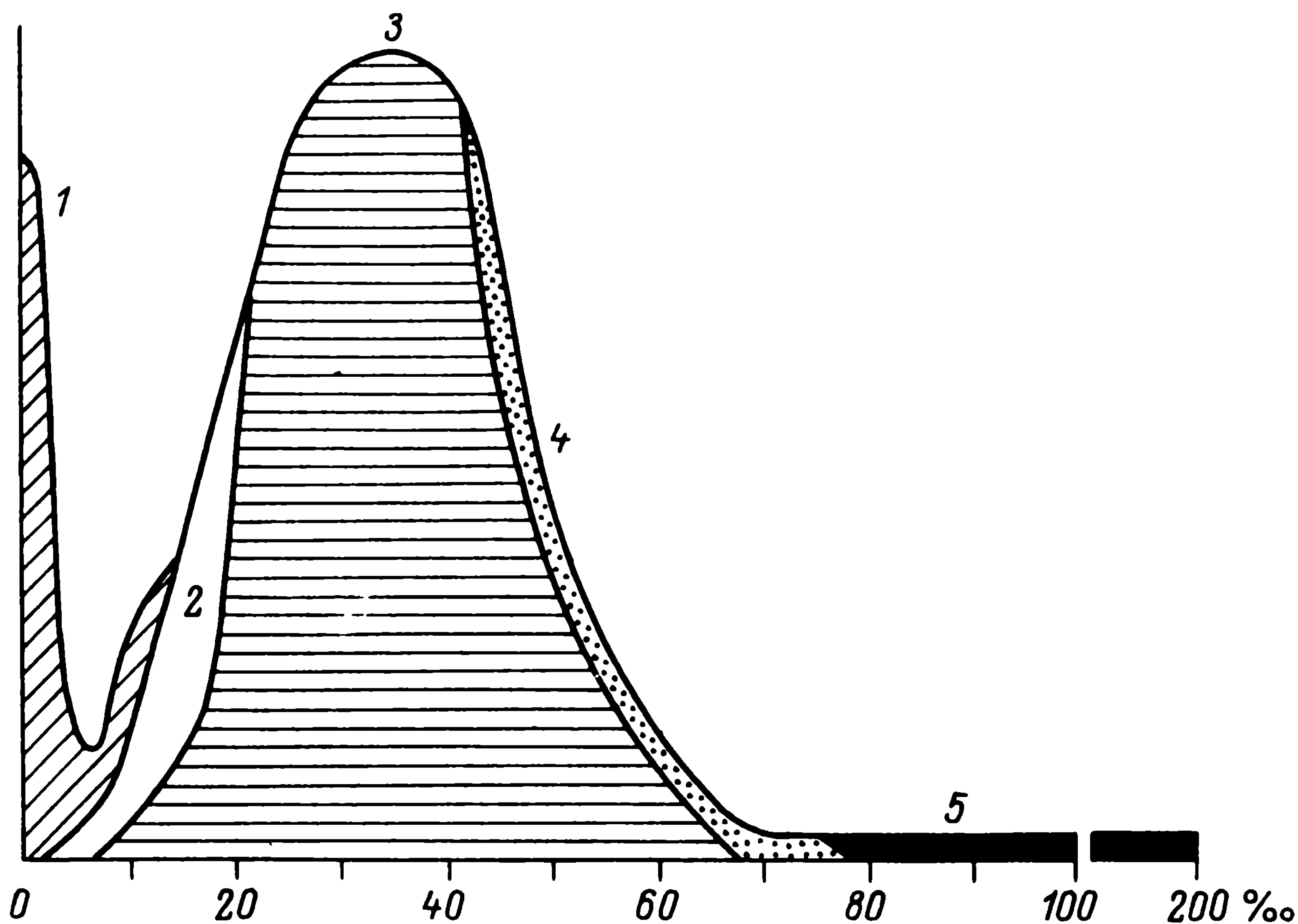


Рис. 3. Изменение количества видов водных беспозвоночных в водоемах различной солености (Хлебович, 1962; с дополнениями Kinne, 1971).

По оси ординат – число видов; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – пресноводные, *2* – солоноватоводные, *3* – морские, *4* – гипергалинные, *5* – ультрагалинные виды.

зоне „минимума видов". В этом узком диапазоне солености, близком к указанным величинам, наиболее многочисленны солоноватоводные виды, тогда как морские и пресноводные животные представлены наименьшим числом видов. Фауна солоноватых вод по своему генезису весьма разнородна. Она состоит из организмов, имеющих либо морское, либо пресноводное происхождение (Зенкевич, 1963), и характеризуется относительно невысоким рангом эндемизма, не превышающим уровень вида или рода (Хлебович, 1974). Смешанный характер солоноватоводной фауны наиболее наглядно проявляется в резких изменениях ее состава при весьма незначительных отклонениях солености в обе стороны от 5–8 ‰. При меньших концентрациях морской воды преобладают пресноводные виды или виды пресноводного генезиса. При большей солености, как правило, увеличивается доля морских элементов. Собственно солоноватоводные животные имеют максимальную численность в пределах диапазона критической солености. Отмеченные границы не являются естественно жестко фиксированными, а могут сдвигаться в разных водоемах в ту или иную сторону. Однако эти смещения относительно невелики, что следует из анализа различных систем классификации солоноватых вод.

Длительное время наиболее принятой была система классификации вод по солености, предложенная Редеке (Redeke, 1922, 1933) и Вэликангэсом (Välikangas, 1926, 1933).

Зона		Соленость, ‰
Олигогалинная	мезогалинная	0.2–2 (0.5–3)
Мейо- (или α)	мезогалинная	2–8 (3–10)
Плейо- (или β)	мезогалинная	8–16.5 (10–20)
Полигалинная	мезогалинная	> 16.5 (20)

С теми или иными изменениями названий и уточнениями границ отдельных зон эта система сохранилась до настоящего времени и была положена в основу классификации солоноватых вод, принятой в 1958 г. Международным симпозиумом в Венеции.

Зона	Соленость, ‰
Гипергалинная	> 40
Эвгалинная	40–30
Миксогалинная:	30–0.5
(миксо) полигалинная	30–18
(миксо) мезогалинная	18–5
(миксо) олигогалинная	5–0.5
Лимнетическая (пресноводная)	< 0.5

В связи с упоминавшимися выше ограничениями, которые накладывает построение подобных классификаций на основании только одного абиотического фактора, столь дробное выделение различных зон в пределах диапазона солоноватых вод представляется излишним. Вполне достаточно, на наш взгляд, различать меньшее количество зон с менее точными границами, как это было сделано в системе Редеке–Вэликангэса. Аналогичных взглядов придерживается и Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1960). Однако в рамках интересующей нас проблемы решение этого спорного вопроса не столь существенно. Гораздо важнее представить себе минимальные соленостные пределы распространения морских организмов. В этом отношении большинство авторов указывают весьма близкие величины. Так, Ремане (Remane, 1934, 1940), анализируя изменения состава организмов, обитающих в Балтийском море, подчеркивает преимущественно морской характер фауны при солености выше 8 ‰. Он приводит данные о том, что морские стеногалинные формы обитают при 25–35 ‰, а при меньшей солености, вплоть до 8 ‰, встречаются эвригалинные морские организмы. А. Ф. Карпевич (1960б) указывает для морских компонентов бентоса Азовского моря минимальные солености порядка 5–7 ‰. По данным А. Ярвекюльга (1968), в бухте Матсалу на побережье Эстонии морские виды преобладают при солености выше 6 ‰. Сходные величины солености, ограничивающие распространение морских видов, указываются и для фауны различных эстуариев (Percival, 1929; Day, 1951; Muus, 1967, и др.), соленых болот – „маршей" (Nicol, 1935) и лагун (Pettitt, 1953; d'Ancona, 1959). Таким образом, можно сделать вывод, что нижним пределом распространения морских организмов являются солености порядка 5–8 ‰, соответствующие „критической солености".

В. В. Хлебович (1974), рассматривая различные аспекты сформулированной им концепции критической солености биологических

процессов, считает, что для объяснения причин выпадения морских организмов в зоне „минимума видов" необходимо привлечь правило Бидла (Beadle, 1959), согласно которому пойкилоосмотические организмы могут жить лишь при солености выше 5 ‰. При более низкой солености существуют только животные, обладающие гиперосмотической регуляцией. Приведенные в монографии В. В. Хлебовича (1974) данные подтверждают справедливость данного положения. При этом оказывается не столь уж важным знать величину предельно низкой солености, переносимой пойкилоосмотическими организмами. Существеннее то, что благодаря этому правилу можно хорошо объяснить отсутствие в зоне, близкой к 5–8 ‰, морских беспозвоночных, большинство из которых относится к пойкилоосмотическим формам.

Значительно хуже по сравнению с солоноватоводной фауной изучен животный мир водоемов повышенной солености. Крайне мало число организмов, способных существовать при солености, превышающей 75–80 ‰ и достигающей близких к насыщению величин. К ним относятся некоторые водоросли, например Dunaliella (Monas dunalii), двукрылые насекомые *Haliella casperi* и *Ephydra macellaria*, хирономиды *Chironomus salinarius* и *Ch. halophillis*, копеподы *Tigriopus fulvus, Cletocamptus* sp., листоногий рачок *Artemia salina*, коловратка *Diaschiza* sp. и некоторые другие организмы (Remane, Schlieper, 1958; Hedgpeth, 1959; Хлебович, 1962, и др.). Подавляющее большинство этих видов имеет пресноводное происхождение. В. В. Хлебович (1962), относящий население водоемов с соленостью выше 75–80 ‰ к ультрагалинной фауне („brine species" – по терминологии Kinne, 1971), предлагает весьма интересное объяснение пресноводного генезиса этих форм. Согласно его точке зрения, проникновение пресноводных организмов в ультрагалинные водоемы оказалось возможным благодаря их способности переключать механизмы гиперосмотической регуляции на противоположный (гипоосмотический) режим работы, обеспечивающий не удержание, а выведение солей из организма. Эта гипотеза, хотя и нуждается в экспериментальном обосновании, представляется достаточно убедительной. Примером, подтверждающим ее, может служить листоногий рак *Artemia salina*, способный к подобной реверсии осморегуляторных механизмов.

Морские организмы, не обладающие такими возможностями, не проникают, как правило, в водоемы с соленостью выше 75–80 ‰ и составляют основу фауны гипергалинных вод с соленостью от 40–45 до 75–80 ‰. Эту последнюю величину большинство авторов считают верхним соленостным пределом распространения эвригалинных морских беспозвоночных (Мордухай-Болтовской, 1953; Hedgpeth, 1959; Хлебович, 1962, 1974; Kinne, 1971).[1]

Суммируя приведенные выше данные, можно сделать вывод, что морские организмы обитают в весьма широком диапазоне солености: от 5–8 до 75–80 ‰. Максимального разнообразия морская фауна до-

---

[1] Значительные фаунистические изменения происходят и при солености порядка 17–18 и 24.7 ‰ (Книпович, 1938; Зернов, 1949), но их рассмотрение не входит в нашу задачу.

стигает при солености, близкой к океанической (30–40 ‰). По мере отклонения солености в обе стороны от этой величины число видов резко уменьшается. Указанных выше предельных величин солености достигают только наиболее эвригалинные морские беспозвоночные.

2.2. Распространение моллюсков в водоемах различной солености

Из семи классов, выделяемых в пределах типа Mullusca (Догель, 1975), только двустворчатые и брюхоногие моллюски имеют пресноводных представителей. Остальные 5 классов: Loricata, Solenogasters, Monoplacophora, Scaphopoda и Cephalopoda – типично морские организмы, не переносящие значительных колебаний солености и в подавляющем большинстве случаев не встречающиеся в солоноватых водах.

Малакофауна пресных вод, как и пресноводная фауна в целом, считается производной как морской, так и наземной фаун. Соответственно этому различают первичноводных и вторичноводных животных. Из моллюсков вторичноводными формами можно считать лишь пресноводных легочных улиток. Первичноводных моллюсков принято разделять на три группы по их экологическим и зоогеографическим особенностям (Старобогатов, 1970).

В первую входят виды, наиболее приспособленные к существованию в континентальных водоемах и не имеющие сколько-нибудь близких морских родственников. К таким наиболее древним вселенцам в континентальные водоемы, именуемым палеолимническими (Мартинсон, 1958; Старобогатов, 1970), относятся чисто пресноводные семейства Viviparidae, Pilidae, Volvatidae, Bithyniidae, Pisidiidae. Как правило, представители этой группы не переносят повышения солености ни в эксперименте, ни в природе, что и послужило основанием для их характеристики с помощью часто употребляемого термина – олигостеногалинные организмы.

Во вторую группу входят виды, обитающие лишь в немногих типах континентальных водоемов. Это – оксифильные и сравнительно стенотермные моллюски, иногда обитающие даже в слабо осолоненных водоемах. Они относятся к семействам, близким к морским, или к обособленным родам морских семейств Pyrgulidae, Lithogliphidae, Emmericiidae, Baicaliidae, Benedictidae, многие Littoridinidae, Syrnolopsidae, Melanopsidae, *Theodoxus, Dreissena, Corbicula*. Виды этой группы, очевидно, вселились в континентальные водоемы позже первой. Я. И. Старобогатов (1970) предлагает называть их мезолимническими и относит сюда, хотя и с оговорками, некоторые другие семейства моллюсков: Pachychillidae, Paludomidae, Thiaridae, Margaritiferidae, Amblemidae, Lampsilidae, Unionidae, Hyriidae, Mutelidae, Mycetopodidae, Etheriidae, Mulleriidae, Pseudomulleriidae. Мезолимнические вселенцы – группа весьма разнородная. Среди них есть моллюски, морское родство которых выражено крайне слабо, и те роды или семейства, которые относятся к солоноватоводным или даже морским формам. Среди последних следует назвать моллюсков родов

Theodoxus, Dreissena, Corbicula и часть представителей сем. Littoridinidae. Чтобы отразить гетерогенность этой группы, Я. И. Старобогатов (1970) предлагает разбить ее на α-, β- и γ-мезолимнические формы.

Вместе с палеолимническими видами мезолимнические моллюски составляют группу пресноводных организмов, выпадение которых и является одной из причин образования зоны „минимума видов" при солености 5–8 ‰. Как правило, они исчезают из фауны солоноватых водоемов еще раньше, т. е. при более низкой солености. Так, например, *Dreissena polymorpha*, обитающая в Азовском море, не встречается при солености выше 2 ‰ (Старк, 1955). Моллюски того же вида обитают в Бугском лимане при солености от 1 до 3 ‰ (Марковский, 1954). Эти величины (2–3 ‰) являются, по-видимому, верхним пределом для подавляющего большинства палео- и мезолимнических моллюсков. А. Ф. Карпевич (1960а) указывает, что для представителей данной группы бентоса Азовского моря максимальные солености, ограничивающие их распространение, соответствуют 2 ‰. В эстуарии р. Вислы обнаружено (Klimowicz, 1958) 59 видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Наиболее богата малакофауна пресноводного участка, где при солености ниже 1 ‰ обнаружены 33 вида моллюсков, относящихся преимущественно к палеолимническим формам. При повышении солености до 1.7 ‰ их количество снижалось до 21, а при солености 2.9–3.3 ‰ – до 16 видов, среди которых значительную долю составляли солоноватоводные виды, часть из которых относилась к γ-мезолимническим формам. Гетерогенность мезолимнических видов, на которую указывает Я.И.Старобогатов (1970), находит отражение и в их распространении. Так, например, представитель γ-мезолимнических моллюсков *Theodoxus fluviatilis* отмечен для солоноватых вод Балтийского моря (район Тварминне), где обитает при солености не ниже 0.5–1 ‰ (Koli, 1961). По данным того же автора, типично пресноводные моллюски, такие как *Lymnaea* spp., *Valvata piscinalis, V. cristata, Unio crassus* и др., встречаются в этом районе при солености ниже 2.5 ‰ или в совершенно опресненных биотопах.

Представители этих двух групп пресноводных моллюсков обладают типичной гиперосмотической регуляцией (Krogh, 1939; Robertson, 1964; Schoffeniels, Gilles, 1972). Многие из них в связи с давним вселением в пресные воды приспособились поддерживать весьма невысокую степень гипертоничности внутренней среды, что в значительной степени сократило их энергетические траты на осморегуляцию (Potts, 1958). К таким формам, представляющим исключение из правила Бидла, относятся моллюски родов *Anadonta, Unio, Margaritana, Benedictia* и *Viviparis*. Осмотическая концентрация их крови соответствует по тоничности солености 1.3–2.6 ‰ (Picken, 1937; Krogh, 1939; Беляев, 1951; Хлебович, 1965), что гораздо ниже критической солености. Однако достигнув столь высокой „пресноводности" во взрослом состоянии, эти моллюски все же сохранили следы своего давнего морского происхождения. Как показали исследования В. В. Хлебовича (1965), паразитирующая в жабрах рыб личинка Unionoidea – глохидий, извлеченная из жабр, живет очень недолго при солености меньше 5 ‰, тогда как при более высокой солености она выживает длительное время. Следует отметить, что в организме хозяина

эти личинки находят весьма благоприятные в осмотическом отношении условия, так как осмотическая концентрация крови пресноводных рыб значительно превышает величины, соответствующие солености 5 ‰ (Krogh, 1939; Наточин, 1976, и др.). Таким образом, паразитизм личинок этих моллюсков связан не только, а возможно, и не столько с задачами расселения, но и с необходимостью пребывания ранних онтогенетических стадий развития в среде с достаточно высокой осмотической концентрацией.

Третью группу континентальных моллюсков составляют недавние выходцы из моря, часто обитающие в пределах мезогалинной зоны. К ним относятся представители морских семейств: Tecturidae, большинство Littoridinidae (например, *Potamopyrgus*), Fairbankiidae, Tateidae, *Clea* (Buccinidae), Potamididae, Arcidae, Mytilidae, Cardiidae, большинство Glauconomidae, Solenidae, Donacidae, Tellinidae, Alloididae, Erodonidae, Pholadidae. Я. И. Старобогатов (1970), предлагающий именовать эту группу моллюсков неолимническими, отмечает их недавнее вселение и слабую приспособленность к жизни в континентальных водоемах, что подтверждается, в частности, их приуроченностью к зонам кайнозойских морских трансгрессий. При этом связь с морем проявляется в особенностях распространения неолимнических моллюсков. Большинство представителей этой группы составляют основную часть малакофауны различных солоноватых водоемов. Так, например, *Hypanis colorata* и близкая к ней морфологически *H. angusticostata polymorpha* обитают в опресненных зонах Черного, Азовского (*H. colorata*) и Каспийского морей при соленостях порядка 5 ‰ (Старобогатов, 1970). Близкие пределы распространения (1–7 ‰) отмечает А. Ф. Карпевич (1960а) для азовских моллюсков. Проведенные наблюдения позволили этому автору сделать общий вывод о том, что для солоноватоводных моллюсков, составляющих значительную часть бентоса Азовского моря, верхним пределом распространения является соленость 7–8 ‰. В уже упоминавшейся работе Климовича (Klimowicz, 1958) было показано, что *Potamopyrgus jenkinsi* впервые появляется в фауне Вислинского залива при солености 2.9–3.3 ‰, а при больших соленостях (3.3–4.8 ‰) становится одной из наиболее массовых форм. Согласно данным других авторов, этот вид обитает в лагунах, фиордах и различных эстуариях Западной Европы при солености от 1 до 15–20 ‰ (Lucas, 1960; Muus, 1967).

Значительную долю в фауне солоноватых водоемов составляют наряду с неолимническими формами и эвригалинные морские моллюски, относящиеся прежде всего к таким семействам как Mytilidae, Tellinidae, Cardiidae, Arcidae, Hydrobiidae, Littorinidae и др. Эти формы, однако, не проникают в солоноватые воды, как правило, ниже критической солености, т. е. ниже 5–8 ‰. Так, например, нижним пределом распространения для эстуарной митилиды *Brachidontes recurvus* из Чезапикского залива служит соленость порядка 11 ‰ (Fox, 1941). Эстуарные моллюски *Scrobicularia plana* и *Xenostrobus securus*, относящиеся к тому же семейству, не живут (Freeman, Rigler, 1957) при хлорности ниже 2–3 ‰ (т. е. ниже солености 3.6–5.5 ‰, – *В. Б.*). В эстуариях Дании два эвригалинных вида рода *Cardium* · *C. exiguum* и *C. lamarcki* не встречаются при

солености ниже соответственно 7 и 5 ‰, а *C. edule* не живет при солености менее 20 ‰ (Petersen, 1958). В экспериментах, выполненных на различных двустворчатых моллюсках Балтийского моря, показано (Lassig, 1965), что нижний предел соленостной толерантности этих животных соответствовал для *Mytilus edulis* – 4–4.5 ‰, для *Macoma baltica* – 2–3 ‰, для *Cardium lamarcki* и *Mya arenaria* – 4.5–5 ‰. Эти величины солености, полученные экспериментально, близки, по-видимому, к минимальным соленостям, при которых исследованные виды обитают в Балтийском море. Так, например, *Mytilus edulis* и *Macoma baltica* обнаружены при солености соответственно 4.5 и 4 ‰ (Välikangas, 1933). Следует в связи с этим отметить, что мидии встречаются в Балтийском море, например в районе Таллина, и при более низкой солености: 3–4 ‰. В этом случае они перестают быть типичными пойкилоосмотическими организмами и приобретают способность к гиперосмотической регуляции (Беляев, Чугунова, 1952; Беляев, 1957). Вероятно, то же происходит и у других двустворок морского происхождения (*Macoma baltica, Cardium lamarcki* и *Mya arenaria*), проникающих в Балтийское море до столь низких соленостей (3–4 ‰). Подтверждением этому предположению могут служить результаты исследования осмотической концентрации их гемолимфы (Hegemann, 1964). Таким образом, приведенные данные свидетельствуют в пользу правильности сделанного ранее вывода о том, что эвригалинные морские моллюски не распространяются в пределах миксогалинной зоны ниже критической солености 5–8 ‰.

Для подавляющего большинства морских моллюсков проникновение в солоноватые воды (α- и даже β-мезогалинные зоны) оказывается невозможным. Многие из них способны существовать только при солености, весьма близкой к океанической. Чтобы охарактеризовать распространение этих стеногалинных форм при пониженной солености, проследим изменение количества видов некоторых морских моллюсков по мере снижения солености. К сожалению, в литературе в большинстве случаев отсутствуют систематические сведения, характеризующие предельно низкие величины концентрации морской воды, при которой встречаются те или иные морские моллюски. Исключением являются только монографии А. М. Яковлевой (1952), Ю. И. Галкина (1955) и А. Н. Голикова (1963), где такие сведения имеются. На рис. 4 представлены данные, взятые из этих работ и характеризующие распространение панцирных моллюсков, моллюсков рода *Neptunea* и сем. Trochidae в водоемах различной солености. Они свидетельствуют о крайней чувствительности рассматриваемых организмов к опреснению. Количество видов и подвидов этих моллюсков резко сокращается уже при солености порядка 30–31 ‰. Более сильное опреснение выдерживают только единичные виды и подвиды, не проникающие, однако, в водоемы с соленостью меньше 20–25 ‰.

В 1978 г. была опубликована обстоятельная сводка А. Н. Голикова и О. Г. Кусакина по фауне раковинных брюхоногих моллюсков, распространенных на литорали морей СССР. Для 100 из 148 рассмотренных в ней видов литоральных улиток приведены величины солености их мест обитания. Использовав эти сведения, мы попытались графически (рис. 5)

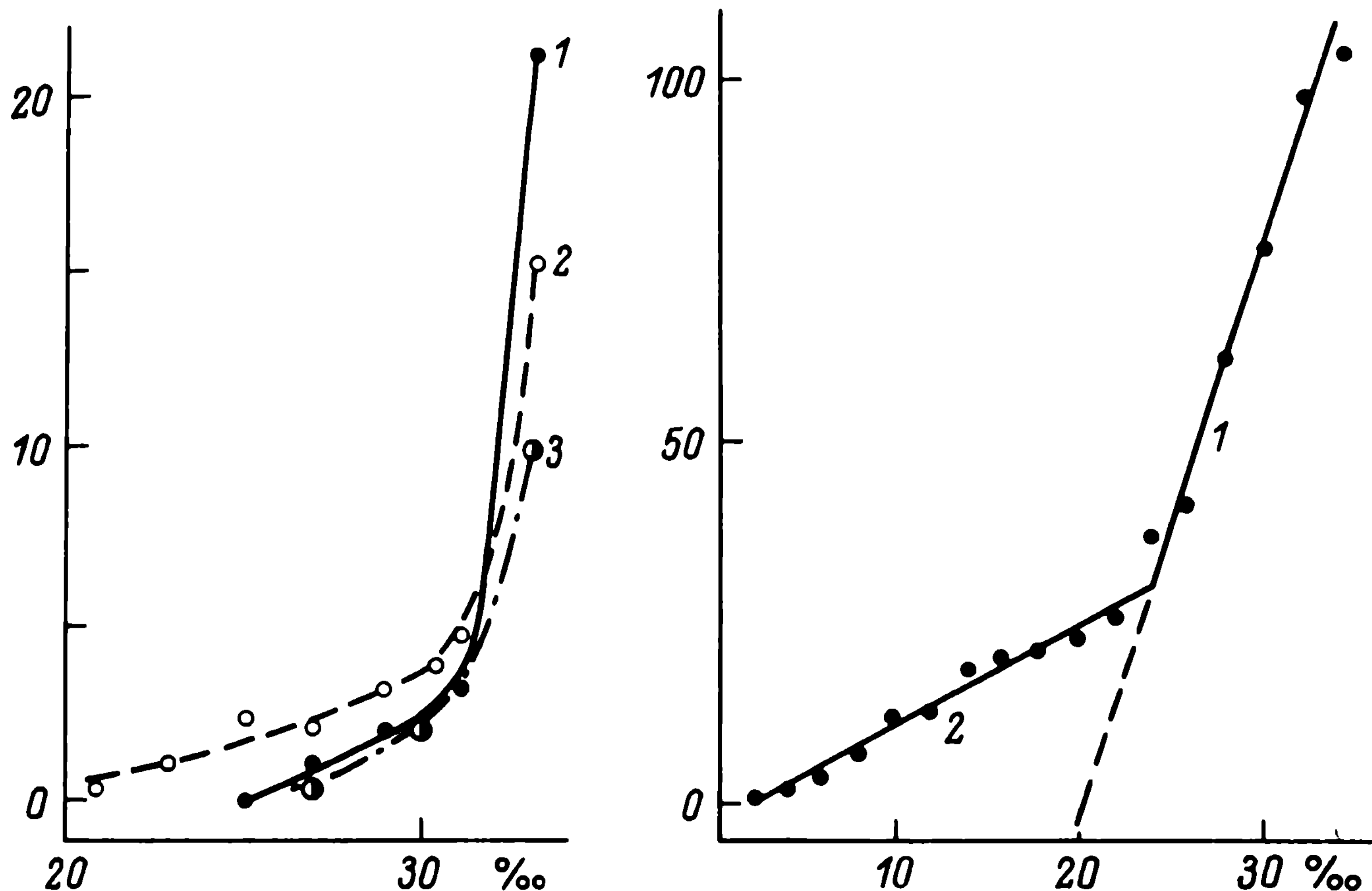


Рис. 4. Изменение количества видов морских моллюсков в зависимости от солености среды обитания (по данным: Яковлева, 1952; Галкин, 1955; Голиков, 1963).

По оси ординат – число видов; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – моллюски рода *Neptunea*; *2* – моллюски сем. Trochidae; *3* – панцирные моллюски (*Loricata*).

Рис. 5. Количество видов брюхоногих моллюсков, обитающих на литорали морей СССР при различной солености (по данным: Голиков, Кусакин, 1978).

По оси ординат – число видов; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. Объяснения в тексте.

изобразить изменение количества видов моллюсков в зависимости от солености среды. Анализ полученных данных показывает довольно сложный характер этой зависимости. В диапазоне солености от 34 до 24 ‰ видовое разнообразие литоральной малакофауны резко уменьшается. Количество видов моллюсков, обитающих при 24 ‰, оказывается в 3.5 раза меньше, чем при солености 34–35 ‰. Сопоставление полученных данных с приведенными выше (рис. 4) позволяет заключить, что уменьшение количества видов литоральных моллюсков в этом диапазоне солености происходит главным образом из-за выпадения наиболее сте-

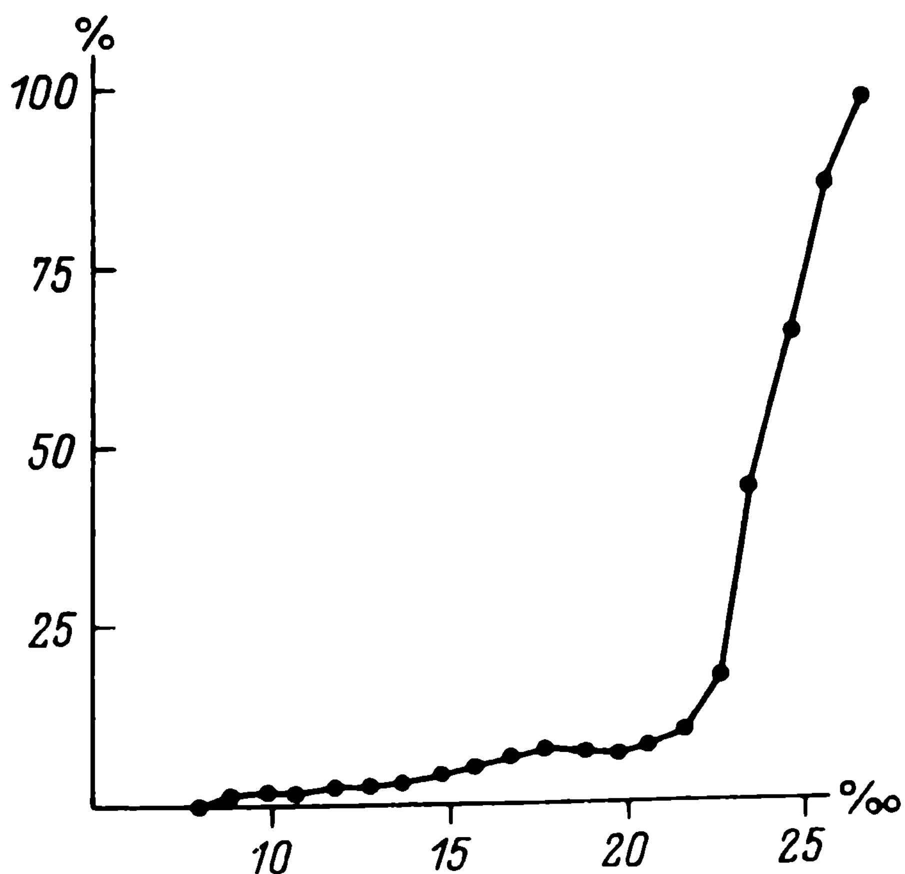


Рис. 6. Зависимость относительного числа видов раковинных двустворчатых и брюхоногих моллюсков Белого моря от солености среды (Федяков, 1983).

По оси ординат – число видов, % от общего количества видов; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

ногалинных компонентов литоральной малакофауны. Если продолжить прямую *1* (рис. 5), то она пересечется с осью абсцисс при солености 20 ‰. Можно, по-видимому, предположить, что эта величина является предельной для типично морских элементов литоральной малакофауны. Напомним, что ниже солености 20 ‰ действительно не проникают стеногалинные морские моллюски, как это показано на рис. 4. В диапазоне меньших соленостей (от 24 до 2–4 ‰) убывание числа видов литоральных улиток происходило медленнее. Так, при уменьшении солености на 10 ‰ (с 24 до 14 ‰ и с 14 до 4 ‰) количество моллюсков сокращалось только в 2 раза. Снижение скорости, с которой происходит обеднение видового состава в этом случае (прямая *2*), обусловлено, по-видимому, преобладанием в фауне более эвригалинных элементов, гораздо лучше переносящих опреснение среды обитания. Наиболее эвригалинные из них оказываются способными проникнуть в водоемы мезогалинного типа вплоть до солености 4–5 ‰, что согласуется с отмеченными выше величинами минимальной солености, ограничивающей распространение морских моллюсков.

Большинство моллюсков Белого моря, обитающих при солености 26–28 ‰, не выдерживают сильного опреснения. Понижение солености до 23 ‰ приводит к выпадению из состава фауны 80% видов (рис. 6). Полное выпадение морских моллюсков из состава бентоса происходит при летних соленостях около 8 ‰ (Федяков, 1983).

Сведения, характеризующие распространение моллюсков в водоемах, соленость которых превышает 35–40 ‰, весьма ограничены. Значительное повышение концентрации морской воды переносят моллюски, обитающие в супралиторальных ваннах. Так, например, на Восточном Мурмане в таких эфемерных водоемах соленость в отдельных случаях поднималась до 100–120 ‰ (Жюбикас, 1969), при этом в составе их фауны были обнаружены моллюски *Mytilus edulis* и *Littorina saxatilis*. Супралиторальные ванны характеризуются крайне неустойчивым гидрологическим режимом. Соленость воды в них испытывает значительные колебания, изменяясь от предельно низких величин, приближающихся к 0 ‰, до весьма значительных. Однако предельные отклонения солености от какого-то среднего уровня бывают относительно непродолжительными. В связи с этим обнаружение моллюсков при столь высокой солености еще не означает, что они способны постоянно существовать в ультрагалинных водоемах. Вместе с тем их обитание в пределах гипергалинного диапазона – факт весьма обычный. Например, в лагуне Мадре отдельные виды моллюсков обитают при солености порядка 60–80 ‰ (Hedgpeth, 1967). Однако в этом случае малакофауна сильно обеднена. Несомненно, что имеющихся сведений недостаточно для вывода о максимально высоких соленостях, при которых возможно обитание моллюсков. Можно лишь предполагать, что пределом является соленость порядка 75–80 ‰ (Hedgpeth, 1959, 1967).

Таким образом, морские моллюски способны существовать в очень широком диапазоне солености: от 4–5 до, по-видимому, 75–80 ‰. Очевидно, что столь значительная эвригалинность этих животных достигается благодаря функционированию системы весьма эффективных адаптаций.

Глава 3

ВОДНО-СОЛЕВОЙ ОБМЕН И УСТОЙЧИВОСТЬ ОРГАНИЗМА К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ ИЗМЕНЕНИЯМ СОЛЕНОСТИ

Кроме закапывания в грунт, активного выбора среды и „бегства" от неблагоприятных условий, характерных для различных водных организмов, моллюски могут смыкать створки раковины (Bivalvia) или закрывать устье раковины крышечкой (Gastropoda), изолируя таким образом мантийную полость от внешней среды. Эта особенность поведения моллюсков проявляется при механическом раздражении и резком изменении различных абиотических факторов среды. Обнаружена она и как ответ на изменения солености среды обитания. Если соленость слабо отличается от нормальной, то после кратковременного пребывания в изолированном состоянии моллюски переходят к активному образу жизни. При больших отклонениях солености от нормального уровня они сначала как бы „пробуют" воду, что выражается в периодических приоткрываниях створок или крышечки. Затем, если соленость оказывается неблагоприятной, животные плотно изолируются от внешней среды внутри раковины либо открывают ее, если условия пригодны для жизни. Эти особенности поведенческой реакции моллюсков свидетельствуют о существовании у них периферических детекторов, сигнализирующих об изменениях солености среды обитания.

3.1. Осморегулирующий рефлекс и его рецепторы

Природа и локализация рецепторов изолирующего рефлекса неоднократно подвергались исследованиям, выполненным на различных моллюсках. Арнольд (Arnold, 1957) показал, что опрыскивание *Patella vulgata* разведенной морской водой вызывало двигательную реакцию, интенсивность которой была пропорциональна солености. При опрыскивании пресной водой они сохраняли полную неподвижность, плотно присосавшись к субстрату. Рецепторы, дифференцирующие воду различной солености, локализованы на головных щупальцах и по краям мантии.

Несколько раньше сходные наблюдения были выполнены на другом брюхоногом моллюске *Nodilittorina granularis* (Ohsawa, Tsukuda, 1955). При исследовании реакции этих улиток на изменения концентрации различных неорганических ионов показано существование рецепторов двух типов. Одни из них, локализованные по краям оперкулума, отвечают за начальную реакцию открывания крышечки, а другие, расположенные

на головных щупальцах, – за высовывание и втягивание ноги и головы моллюска.

У двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* (Motwani, 1955; Davenport, 1981), *Scrobicularia plana* (Freeman, Rigler, 1957), *Mya arenaria* (Васильева и др., 1960; Закс, Соколова, 1965), *Xenostrobus securus* (Wilson, 1968), *Meritrix meritrix* и *Katelysia opima* (Ranade, Kulkarni, 1972) рецепторы изолирующего рефлекса локализованы по внешнему краю мантии и на поверхности сифонов.

Раздражение периферических рецепторов при изменении солености среды вызывает преобразование частоты биоэлектрических импульсов в нейронах педального, церебрального и висцерального ганглиев и запуск соответствующих мышечных реакций, обеспечивающих изоляцию моллюсков от влияния неблагоприятных концентраций морской воды или растворов различных неорганических ионов (Hyghes, Kerkut, 1956; Соколов, 1965; Stinnakre, Tauc, 1969). Рецепторы, чувствительные к изменениям концентрации растворов хлористого натрия и других осмотически активных веществ, локализованы также в эпителии осфрадия моллюсков. Их раздражение приводит к возникновению в висцеральном ганглии периодических вспышек электрической активности, параметры которой не зависят от химического состава действующего агента (Соколов, 1965). Исходя из этого можно предполагать, что рецепторы осфрадия, реагирующие на изменения осмолярности омывающей жидкости, являются осморецепторами.

Имеющиеся экспериментальные данные свидетельствуют о весьма сложном характере изолирующего рефлекса, в афферентном звене которого важную роль играют рецепторы различной природы. Комбинируя содержание сахарозы и концентрации морской воды, Фримэн и Риглер (Freeman, Rigler, 1957) установили, что рецепторы двустворчатого моллюска *Scrobicularia plana* реагируют на изменения осмотического давления среды, т. е. являются осморецепторами. Однако несколько раньше в экспериментах на *Mytilus edulis* (Motwani, 1955) было показано, что хотя ведущая роль в изоляции мидий принадлежит осморецепторам, но для нормального осуществления изолирующего рефлекса необходимо наличие во внешней среде минимального содержания неорганических ионов, соответствующих их концентрации в воде соленостью 3.5–4 ‰. Аналогично этому активность брюхоногого моллюска *Hydrobia ulvae* в смесях морской воды и маннита зависела исключительно от тоничности, т. е. определялась реакцией осморецепторов только в ограниченном диапазоне изменений ионной силы среды, соответствующих солености 25–5 ‰ (Хлебович, 1973). Количество активных гидробий зависело от ионной силы среды лишь при солености ниже 5 ‰. Эти данные свидетельствуют о существовании у моллюсков наряду с осморецепторами и каких-то иных рецепторов, чувствительных к изменениям содержания в среде неорганических ионов, в частности натрия.

Детальному исследованию этого вопроса были посвящены эксперименты на двустворчатых моллюсках *Mya arenaria* (Васильева и др., 1960). Если экспериментальная среда вовсе не содержала натрия, но ее осмолярная концентрация путем добавления к пресной воде мочевины

или маннита была выравнена с морской водой, сифоны мии оставались открытыми. Следовательно, рецепторы герметизирующего рефлекса, не возбуждавшиеся при этом и не реагирующие на падение концентрации ионов, являются осморецепторами. Однако полученные данные показали, что кровь моллюсков несмотря на то, что сифоны остаются открытыми, содержит большее количество ионов натрия, чем изоосмотичная наружная среда, лишенная этого иона. Дополнительными исследованиями (Закс, Соколова, 1965) установлено, что в этом случае происходит нарушение циркуляции воды через мантийную полость. Раствор маннита, изоосмотичный морской воде, не вызывает реакции замыкания сифональных сфинкторов; деятельность ресничного аппарата жабр также не прекращается. Однако циркуляция воды приостанавливается из-за перемещения висцерального комплекса (рис. 7) в ответ на сигналы со специфических рецепторов, реагирующих на снижение концентрации ионов, скорее всего ионов натрия. Таким образом, изоляция моллюсков от внешней среды представляет весьма сложный рефлекторный акт, запускаемый сигналами двух типов рецепторов: чувствительных к изменению осмотического давления (осморецепторов) и чувствительных к изменению концентрации ионов (специальных хеморецепторов, по всей вероятности, натриорецепторов). Аналогичный вывод о существовании у моллюсков осмо- и натриорецепторов сделан Ю. В. Наточиным (1966), исследовавшим реакции черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* на обессоливание в гипотонических и изотонических средах.

Эти данные позволяют объяснить и упоминавшиеся выше результаты исследований брюхоногих моллюсков *Nodilittorina granularis* (Ohsawa, Tsukuda, 1955). Рецепторы, локализованные по краям оперкулума и обеспечивающие его начальное приоткрывание при изменении солености, скорее всего являются осморецепторами. Высовывание и втягивание ноги и соответствующая вентиляция мантийной полости запускаются, по-видимому, сигналами натриорецепторов, локализованных на головных щупальцах. Для проверки этих предположений необходимы, однако, дополнительные эксперименты.

Наряду с этим в настоящее время не хватает данных и для того, чтобы понять механизмы действия осмо- и натриорецепторов. По имеющимся представлениям, интерорецепция основана на восприятии клеткой рецептора соответствующих сдвигов ее метаболизма (Черниговский, 1960). В связи с этим наиболее вероятно, как предполагает Ю. В. Наточин (1966), что механизм натриорецепции основан не на непосредственном „определении" концентрации ионов натрия во внешней среде, а обусловлен, по-видимому, изменениями ионного состава внеклеточной жидкости, приводящими к изменению суммарного содержания ионов натрия и калия в рецепторных клетках и к генерации импульсов, вызывающих изолирующий рефлекс.

Существование натриорецепторов наряду с осморецепторами в настоящее время доказано для самых разных животных, о чем свидетельствуют данные, суммированные в монографии Ю. В. Наточина (1976) и в цитированных выше работах, выполненных на различных моллюсках. Вместе с тем не представляется возможным постулировать одновремен-

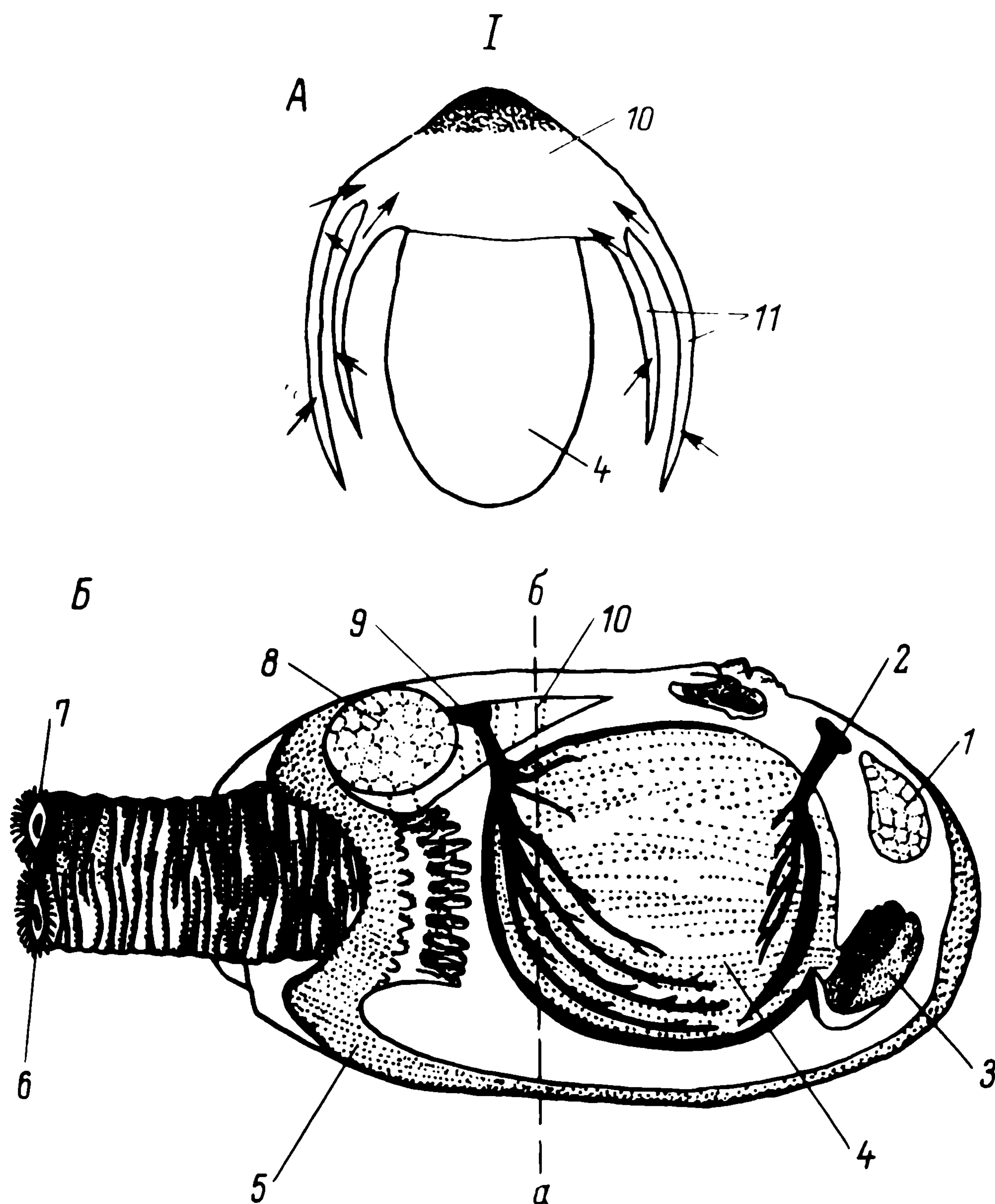


Рис. 7. Схема перемещения висцерального комплекса *Mya arenaria* с ненарушенной (*I*) и выключенной (*II*) циркуляцией (Закс, Соколова, 1965).

А – моллюск во фронтальном разрезе по линии *а–б*; *Б* – схема. *1* – передний аддуктор; *2* – передний ретрактор ноги; *3* – нога; *4* – висцеральный комплекс; *5* – ретрактор сифона; *6, 7* – вентральный и дорсальный сифоны; *8* – задний аддуктор; *9* – задний ретрактор ноги; *10* – наджаберная полость; *11* – жабры. *Стрелки* – направление тока фильтрующейся воды.

ное наличие у моллюсков рецепторов обоих типов. Как показали результаты работы Ю. В. Наточина и соавторов (1972), выполненной на моллюсках Баренцева моря, у *Mytilus edulis* афферентная часть изолирующего рефлекса представлена только осморецепторами, расположенными, вероятно, в мантийной полости и (или) по краю мантии. При разбавлении морской воды не пресной водой, а различными изотоническими растворами изолирующий рефлекс возникал, вероятно, лишь как следствие изменения ионного состава самой внутренней среды. В этом отношении мидии *M. edulis* из Баренцева моря отличаются от черноморских *M. galloprovincialis*, которые изолируют мантийную полость и в морской воде, разбавленной маннитом, что позволяет предполагать наличие у них помимо осморецепторов и натриорецепторов (Наточин, 1966). Очевидно, что в настоящее время недостаточно данных, чтобы объяснить различия

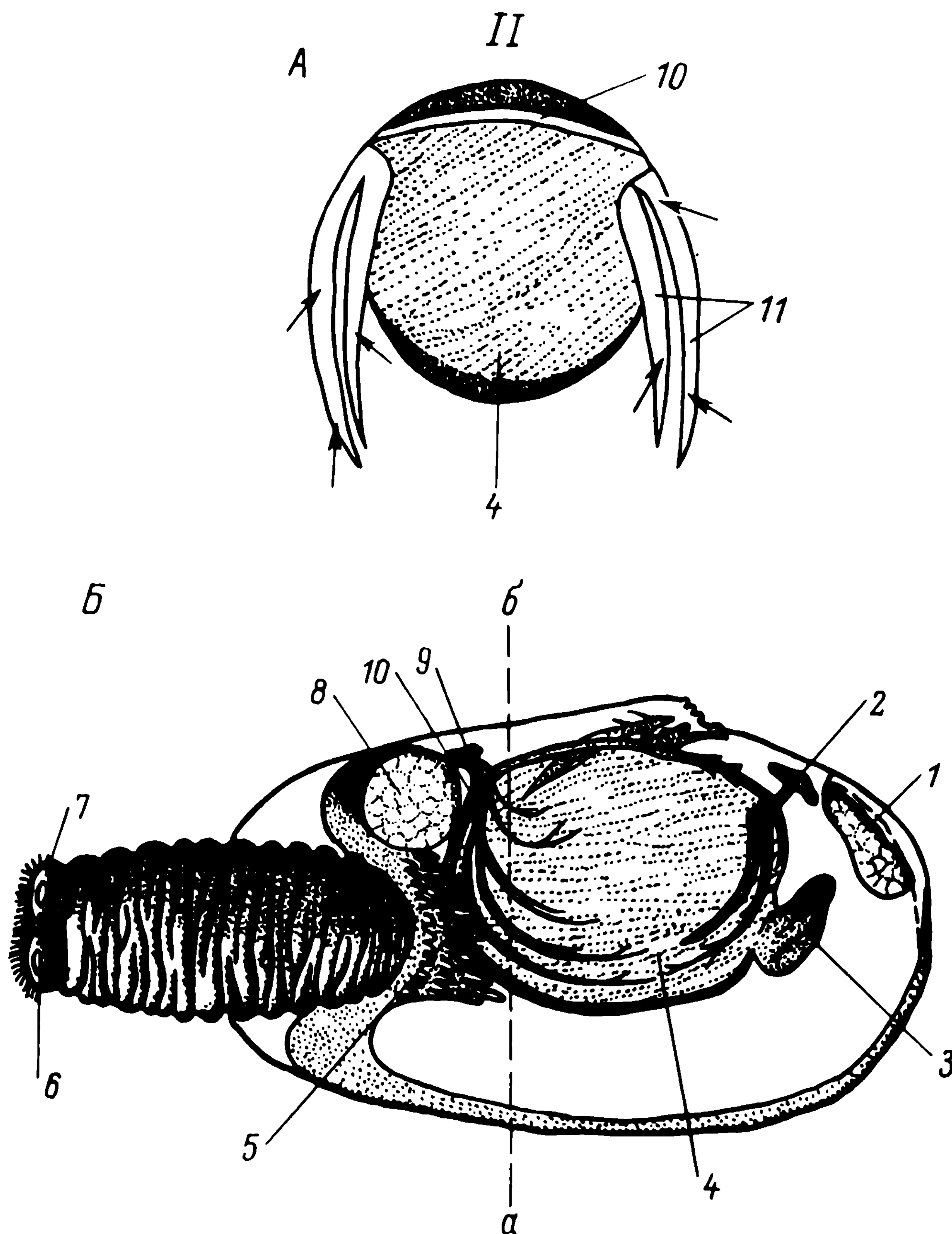


Рис. 7 *(продолжение)*

рецепторных систем столь близких видов моллюсков. Для ответа на этот вопрос, так же как и для анализа механизмов осмо- и натриорецепции необходимы дополнительные эксперименты.

Изоляция организма в ответ на изменение солености является весьма чувствительной реакцией. Установлено, что моллюски могут дифференцировать уменьшение солености порядка 10–26 % от исходной величины (Arnold, 1957; Davenport, 1981; Blandford, Little, 1983), т. е. около 3–8 ‰. Способность моллюсков к детекции измененной солености близка по своей чувствительности к таковой других животных, в частности некоторых планктонных беспозвоночных, дифференцирующих градиенты солености от 1 до 16 ‰ (Harder, 1968), что отражает, по-видимому, сходство условий существования морских организмов. Среди двух близкородственных моллюсков более эвригалинная *Hydrobia ulvae* имеет и более высокую чувствительность рецепторного аппарата, чем *Potamopyrgus jenkinsi*, который хотя и обитает в солоноватых водах, но имеет пресноводный генезис (Vinterbourn, 1970). Способность определять изменения солености модифицируется температурой среды. У *P jenkinsi* она угнетается повышением, а у *H. ulvae* – и повышением и понижением тем-

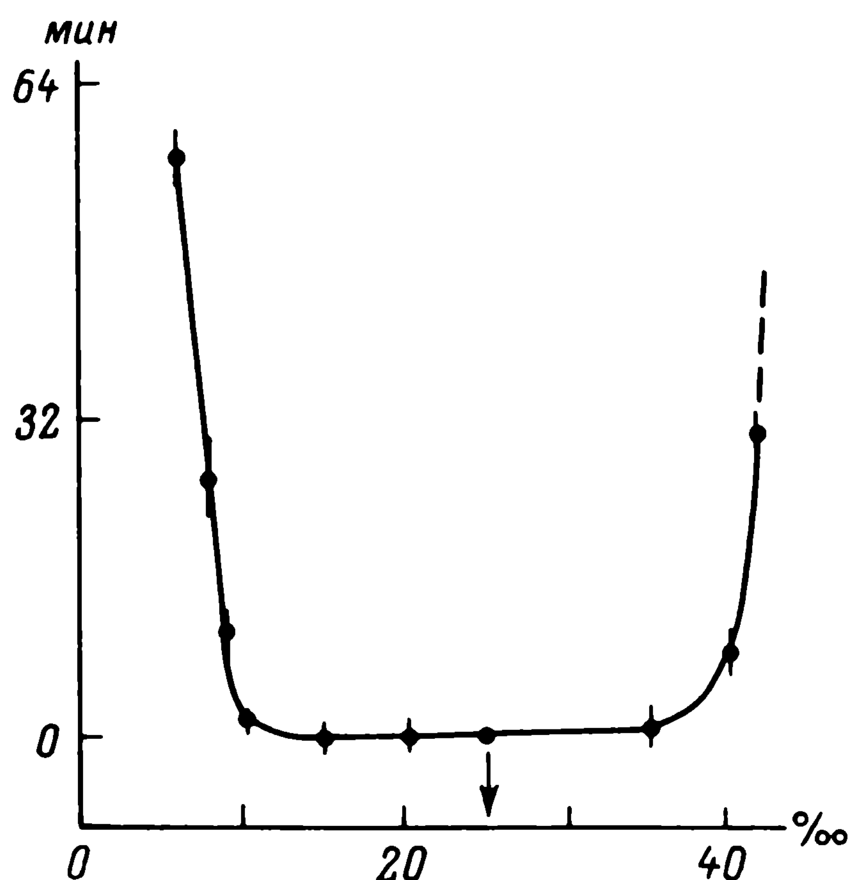


Рис. 8. Изменение времени открывания раковины беломорскими моллюсками *Hydrobia ulvae* в зависимости от солености среды (Бергер, 1980).

По оси ординат – время открывания раковины, мин; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *Стрелка* – соленость среды обитания.

пературы. Оптимум детекции соленостных изменений приходится на диапазон от 9 до 22 °C (Blandford, Little, 1983).

Изолировавшиеся от внешней среды моллюски довольно быстро возвращаются к активному образу жизни при нормализации соленостных условий. При этом время, необходимое для открывания раковины, увеличивается по мере отклонения солености от нормального уровня. Так, моллюски *Meritrix meritrix* и *Katelisia opima*, обитающие при солености 35 ‰, в чисто морской воде открывали створки в первые 2 мин, в 50%-ной морской воде время открывания возросло до 3–4 мин, а в 20%-ной морской воде составляло 8–9 мин (Ranade, Kulkarni, 1972). Гидробии из Белого моря открывали раковину через 10–40 с при помещении в воду соленостью от 10–12 до 35 ‰ (рис. 8). Время открывания резко увеличивалось как при повышении, так и при понижении солености за пределами этого диапазона. При 7–8 ‰ только отдельные особи оказались открытыми через 18–50 мин, а при 6 ‰ гидробии вообще не открывали раковину в течение суток. Аналогично этому двустворчатые моллюски *Xenostrobus securis*, обитающие в эстуариях рек Австралии и акклимированные к солености 32 ‰, открывали раковину через 15–20 мин при солености от 32 до 11 ‰, при солености 4–5 ‰ они оставались закрытыми более 10 сут (Wilson, 1968).

Сравнение отношения моллюсков к изменениям солености среды позволяет выявить ряд общих закономерностей изолирующей реакции этих животных. Суть их сводится к следующему. Все исследованные моллюски способны существовать в широком диапазоне солености, не изолируясь от внешней среды. Величины этого диапазона, его верхняя и нижняя границы, различны у разных видов в зависимости от их экологических особенностей, функционального состояния и ряда других причин. При более высоких и более низких концентрациях морской воды происходит срабатывание изолирующего рефлекса сначала у наиболее чувствительных особей, а затем по мере дальнейшего отклонения солености от нормы у всех подопытных животных. Эти закономерности реакции моллюсков на изменения солености выявлены на ряде видов из различных морей или из различных участков в пределах одного водоема. Приведем в качестве примера данные экспериментов на четырех видах брюхоногих моллюсков из Белого моря (табл. 1).

Таблица 1

Количество активных моллюсков в воде различной солености (Бергер, 1976а, с изменениями)

Вид	Количество активных моллюсков, % ($M \pm m$)									
	5‰	10‰	12‰	16‰	20‰	25‰	35‰	40‰	45‰	50‰
Littorina saxatilis	0	42±3	64±4	100	100	100	100	84±3	31±3	0
L. obtusata	0	16±1	32±2	100	100	100	100	76±4	28±2	0
L. littorea	0	0	17±3	93±4	100	100	100	73±4	24±2	0
Hydrobia ulvae	0	14±1	33±2	100	100	100	100	78±3	19±2	0

Особенности поведения моллюсков при изменении солености накладывают отпечаток на различные функциональные отправления подопытных животных. Нормальное существование и свободный обмен с внешней средой возможны в зоне 100%-ной активности и частично в области переходных концентраций у моллюсков, сохраняющих активный образ жизни. Пребывание в состоянии изоляции от внешней среды несовместимо с нормальной жизнедеятельностью организма, вызывает существенные физиологические изменения и возможно лишь ограниченное время. Отмеченные особенности реакции моллюсков на изменение солености необходимо, очевидно, учитывать при исследовании водно-солевого обмена и различных компонентов адаптационной системы этих организмов.

3.2. Водно-солевой обмен и факультативная псевдоосморегуляция

По характеру осмотических отношений между организмом и средой обитания всех водных животных можно разделить на три основные категории: пойкилоосмотические (осмоконформеры), гомеосмотические (регуляторы) и амфиосмотические (по терминологии Г. М. Беляева, 1957) или гетероосмотические (по В. В. Хлебовичу, 1974) формы. Осмоконформеры не могут регулировать осмотическую концентрацию полостных жидкостей и поддерживают состояние, близкое к изотонии, в широком диапазоне солености внешней среды. Гомеосмотические организмы способны регулировать осмотическое давление полостных жидкостей и поддерживают состояние неравновесное со средой обитания при значительных изменениях солености. Гетероосмотические формы занимают промежуточное положение, являясь, как правило, осморегуляторами в диапазоне низких концентраций морской воды, утрачивают эту способность при более высокой солености. Следует отметить, что все эти типы осмотических отношений между организмом и средой обитания рассматриваются только в отношении способности или неспособности животных регулировать осмотическое давление полостных жидкостей. Для ее обозначения предложен общий термин „анизоосмотическая внеклеточная

Таблица 2

Осмотическая концентрация крови моллюсков

Вид	Депрессия, °С		Источник
	плазмы крови	морской воды	
Loricata			
Tonicella marmorea	2.07	2.03	Беляев, 1951
Gastropoda			
Tugalia gigas	1.96	1.99	Yazaki, 1929
Littorina littorea	1.99	1.97	Todd, 1964b
Cryptonatica clausa	1.98	1.97	Беляев, 1951
Neptunea despecta	2.02	1.98	Тот же
Buccinum undatum	1.98	1.92	" "
Nucella lapillis	2.10	2.03	
Bivalvia			
Anadara inflata	1.95	1.95	Yazaki, 1929
Mytilus edulis	2.01	1.99	Krogh, 1939
M. dunceri	1.93	1.98	Yazaki, 1929
Ostrea circumpicta	1.95	1.98	Тот же
Mya arenaria	2.04	2.02	Беляев, 1951
Macoma baltica	2.02	1.96	Тот же
Cardium edule	2.03	2.01	" "
Cyprina islandica	1.97	1.97	
Scrobicularia plana	1.89	1.90	Freeman, Rigler, 1957

регуляция" (Florkin, 1962). Независимо от совершенства анизоосмотической внеклеточной регуляции клетки различных животных могут регулировать осмотическую концентрацию, уравнивая ее с осмолярностью внутренней среды. Для характеристики этих процессов, имеющих большое значение для функционирования клеток, предложено специальное название „изоосмотическая внутриклеточная регуляция" (Florkin, 1962; Florkin, Schoffeniels, 1969). Дальнейшее рассмотрение процессов водно-солевого обмена моллюсков будет проведено отдельно в отношении соответствующих систем регуляции целого организма и на клеточном уровне организации.

Кровь морских беспозвоночных, как было отмечено еще Фредериком (Fredericq, 1904), в норме почти изоосмотична внешней среде. В отношении моллюсков такие факты были описаны впервые в работах (Bottazzi, 1908), выполненных на различных представителях Mesogastropoda, Opistobranchia и Cephalopoda (Garrey, 1905). Позже изоосмотичность крови и внешней среды была продемонстрирована многими исследователями для моллюсков всех классов (Yazaki, 1929; Krogh, 1939; Беляев, 1951, 1957; Robertson, 1953, 1964; Todd, 1964b; Gilles, 1972, и др.).

Установлено (табл. 2), что полостная жидкость моллюсков изотонична морской воде нормальной океанической солености. Возникает.

Таблица 3

Осмотическая концентрация экстрависцеральной жидкости некоторых беломорских моллюсков (Бергер, 1976а)

Вид	Соленость, ‰	Депрессия точки замерзания, °C ($M \pm m$)	
		морской воды	экстрависцеральной жидкости
Hydrobia ulvae	31	1.67±0.03	1.68±0.03
	24	1.30±0.02	1.32±0.03
	20	1.09±0.02	1.10±0.01
Littorina littorea	35	1.92±0.04	1.90±0.04
	30	1.62±0.03	1.65±0.06
	24	1.31±0.03	1.30±0.02
	18	0.98±0.02	0.99±0.03
L. saxatilis	35	1.93±0.03	1.96±0.06
	25	1.35±0.02	1.37±0.04
	14	0.76±0.02	0.76±0.03
L. obtusata	35	1.93±0.03	1.91±0.04
	25	1.35±0.02	1.31±0.05
	20	1.09±0.04	1.10±0.04
Mytilus edulis	25	1.36±0.02	1.33±0.04
	18	0.97±0.03	1.00±0.05

однако, вопрос о том, насколько равновесие характерно для моллюсков, существующих при иной – меньшей или большей – солености или подвергающихся в эксперименте изменениям концентрации морской воды. Имеющиеся данные показывают, что изоосмотичность сохраняется у моллюсков, живущих в водоемах различной солености. Так, например, мидии *Mytilus edulis*, обитающие в различных морях при солености от 5 до 30 ‰, имели одинаковую с морской водой осмолярность крови, выражавшуюся в мМ Na в литре (Conklin, Krogh, 1938):

Морская вода	80,	100,	128,	130,	156
Кровь моллюска	78,	108,	126,	138,	160

Аналогично этому, *M. edulis*, живущие в Финском заливе при солености 4–5 ‰, не обладают осмотической регуляцией (Segerstråle, 1957). По данным Поттса (Potts, 1954), мидии сохраняли изотоничность с морской водой, депрессия которой колебалась от –2.09 до –0.58 °C, что эквивалентно солености от 38.4 до 10.6 ‰. Осмотическое равновесие со средой обитания сохраняется и у литорального моллюска *Acmaea limatula* в диапазоне от 17 до 50 ‰ (Segal, Dehnel, 1962). Аналогичные данные получены и на других двустворчатых и брюхоногих моллюсках (Беляев, 1951, 1957; Васильева и др., 1960; Todd, 1964a, 1964b; Закс, Соколова, 1965; Rumsey, 1973; Turgeon, 1976, и др.).

Осмотическое равновесие поддерживается также между экстрависцеральной жидкостью и средой обитания, соленость которой меняется в весьма значительных пределах (табл. 3).

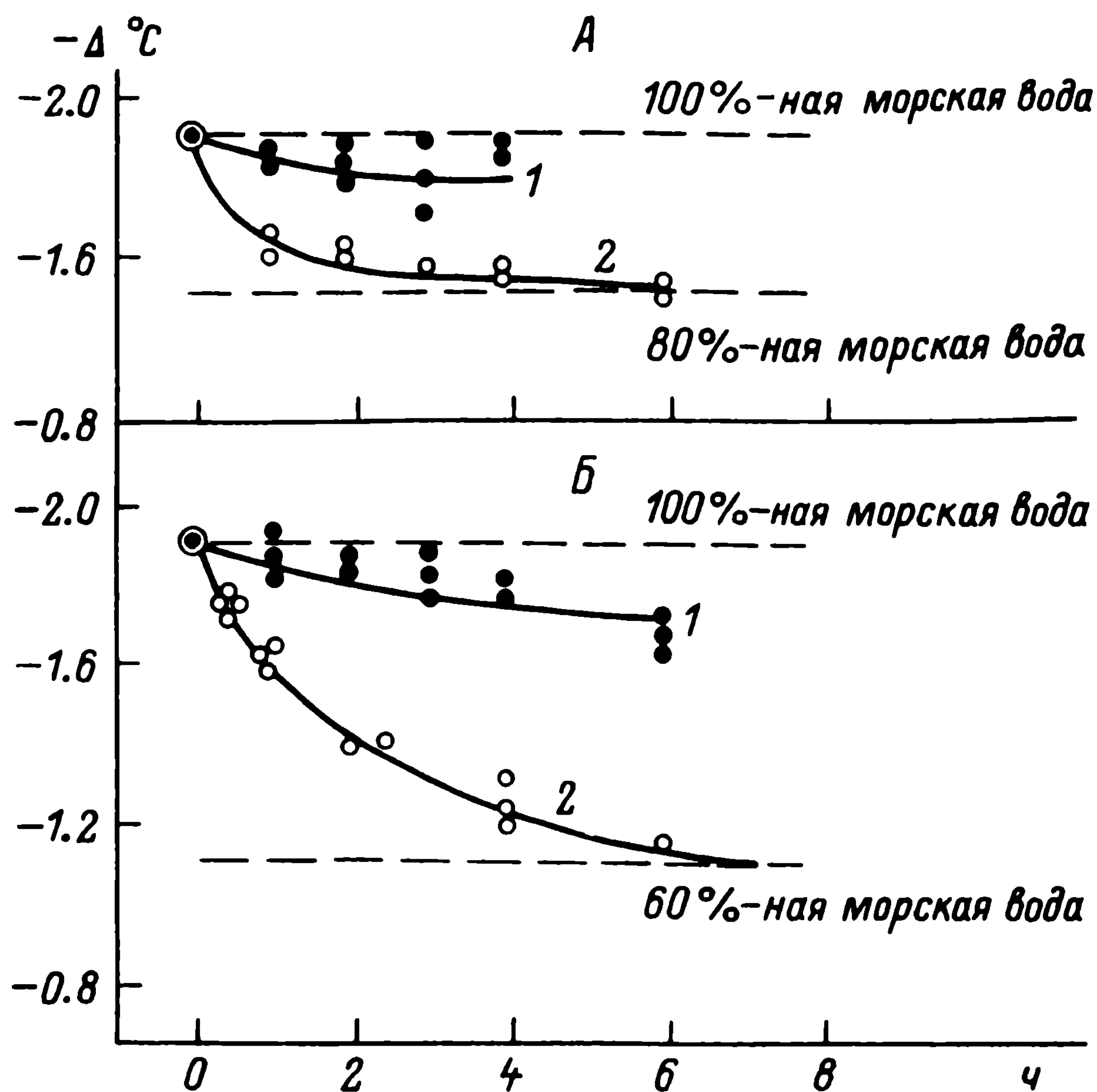


Рис. 9. Осмотическая концентрация крови закрывшихся (*1*) и открытых (*2*) *Scrobicularia plana* в 80%-ной (*А*) и 60%-ной (*Б*) морской воде (Freeman, Rigler, 1957).

По оси ординат – депрессия точки замерзания крови, –°С; *по оси абсцисс* – время, ч. *Прерывистая линия* – депрессия точки замерзания морской воды соответствующей солености.

Таким образом, при изменениях солености, не вызывающих срабатывания изолирующего рефлекса, моллюски поддерживают осмотическое равновесие с внешней средой. Функциональными предпосылками их пойкилоосмотичности являются свойственная этим беспозвоночным хорошая проницаемость покровов для воды и солей и свободный обмен между мантийной полостью и внешней средой (Weel van, 1957).

Состояние изотонии с внешней средой устанавливается довольно быстро при изменении солености. Так, например, при перенесении *Mytilus edulis* и *Acanthochitona discrepans* из 100%-ной в 50%-ную морскую воду и обратно осмотическое выравнивание этих животных с новой средой происходило менее чем за 24 ч (Gilles, 1972). Близкие сроки (от нескольких часов до 1 сут) установления осмотического равновесия с внешней средой отмечены и для других „открытых" моллюсков: *Scrobicularia plana* (Freeman, Rigler, 1957; рис. 9), *Hydrobia ulvae* (Avens, Sleigh, 1965), *Mytilus edulis* (Robertson, 1964), *Littorina littorea* и *L. saxatilis* (Todd, 1964b; Avens, Sleigh, 1965; Rumsey, 1973).

Столь же быстро выравниваются осмотические концентрации внешней среды и экстрависцеральной жидкости при перенесении моллюсков из нормальной солености в воду, концентрация которой не вызывает герметизации мантийной полости моллюсков. Так, в наших экспериментах (Бергер, 1971а, 1976а) состояние изотонии наступало через 6–12 ч после перенесения *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* в воду соленостью 14 ‰.

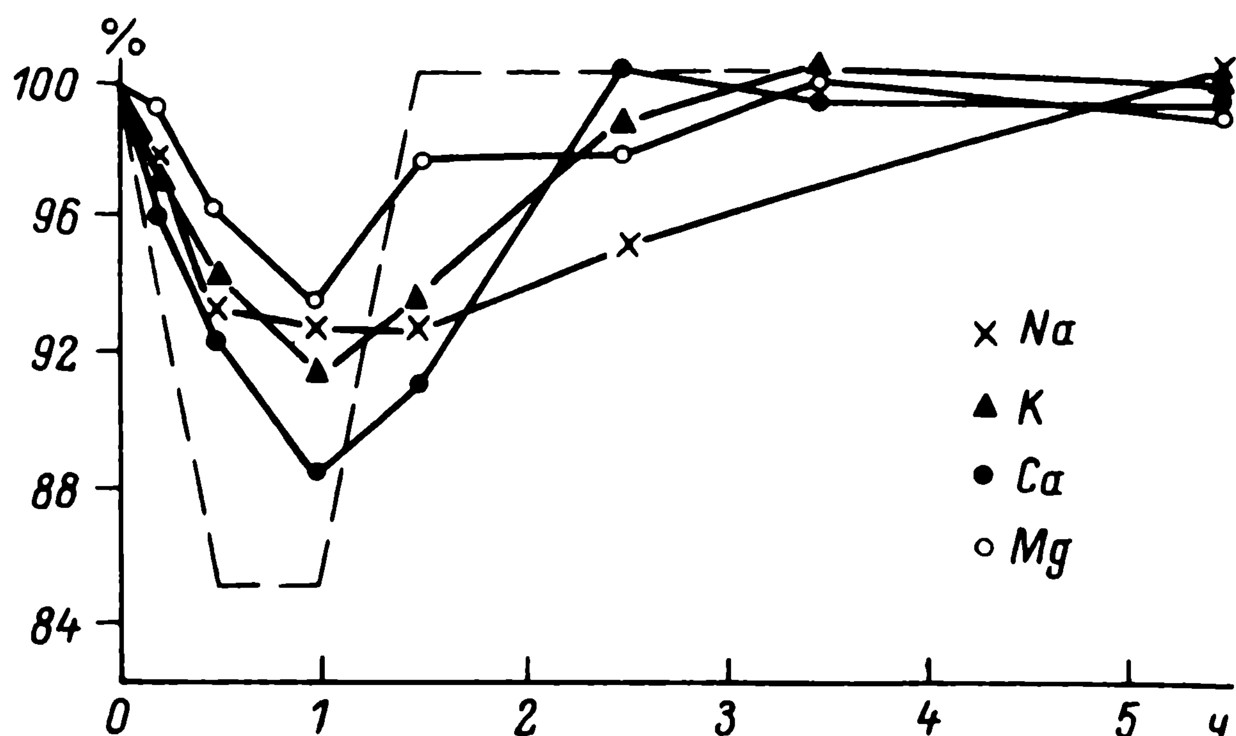


Рис. 10. Изменения концентрации катионов в крови *Scutus breviculus* при изменении солености среды (Tucker, 1970, цит. по: Little, 1981).

По оси ординат – концентрация ионов, % от начального уровня; *по оси абсцисс* – время, ч. *Прерывистая линия* – изменения солености морской воды.

Через 14–16 сут пребывания литторин в разбавленной морской воде состояние изотонии с внешней средой вновь устанавливалось в течение нескольких часов после их возвращения в исходную соленость (25 ‰).

Таким образом, в пределах диапазона 100%-ной активности „открытые" моллюски ведут себя подобно типичным пойкилоосмотическим организмам и способны к быстрым перестройкам осмотической концентрации внутренней среды в соответствии с изменениями солености среды обитания. Никаких отклонений, приводящих к нарушению или замедлению водно-солевого обмена со средой обитания в этом диапазоне концентраций морской воды, не обнаружено.

Несмотря на отсутствие способности к анизоосмотической внеклеточной регуляции в диапазоне оптимальных концентраций морской воды, для моллюсков характерно наличие ионной регуляции, которую можно определить как „способность поддерживать концентрацию ионов в крови на уровне, отличном от их пассивного равновесия с внешней средой" (Robertson, 1964, с. 288). В большинстве случаев ионный состав гемолимфы морских моллюсков подобен таковому окружающей их воды и отличается от него только повышенной концентрацией калия, кальция и более низким содержанием сульфата, тогда как общее содержание ионов в гемолимфе и во внешней среде идентичны (табл. 4).

Концентрация ионов в крови моллюсков быстро изменяется при смене солености: падает при ее понижении и увеличивается с ростом солености (рис. 10).

Несмотря на появившиеся в последнее время обзорные работы о структуре и функции почек морских моллюсков (Andrews, 1981; Little, 1981, и др.), роль почек в ионной регуляции изучена недостаточно. Ю. В. Наточин и соавторы (1972) показали, что концентрация ионов натрия и хлора в моче баренцевоморских моллюсков *Pecten islandicus* практически не отличалась от содержания этих ионов в крови. Только концентрация калия в моче была несколько ниже, чем в гемолимфе,

Таблица 4

Содержание ионов в гемолимфе моллюсков

Вид	Концентрация ионов в гемолимфе, % от их концентрации в морской воде						Общая концентрация ионов в гемолимфе, % от их концентрации в морской воде	Источник
	Na	K	Ca	Mg	Cl	SO_4		
Acanthochitona discrepans	105	98	–	–	100	–	–	Gilles, 1972
Buccinum undatum	97	142	104	103	100	90	99	Robertson, 1964
Neptunea antiqus	101	114	102	101	101	98	100	Тот же
Strombus gigas	106	101	107	112	104	97	104	Little, 1967
Nerita fulgurans	101	118	104	100	101	102	104	Little, 1972
Mytilus edulis	103	111	94	108	100	–	102	Наточин и др., 1972
Pecten maximus	100	130	103	97	100	97	100	Robertson, 1964
Mya arenaria	101	107	107	99	100	101	100	Gilles, 1972

при содержании гребешков в морской воде и при ее разбавлении. Полученные данные свидетельствуют о том, что почки, кроме участия в гомеостазе калия, не играют, по-видимому, существенной роли в коррекции ионного состава в гемолимфе. Эти выводы подтверждены авторами и путем проверки изменений состава мочи гребешков после инъекций различных солей ($MgCl_2$, $CaCl_2$ и KCl) и диуретиков. В опытах на брюхоногих моллюсках *Actaea scutum* при изменении солености морской воды от 50 до 125% (Weber, Dehnal, 1968) также не обнаружилось различий концентрации ионов в гемолимфе и в моче. В то же время у гастроподы *Strombus gigas* концентрация ионов K и Ca в жидкости почечного мешка была выше, чем в гемолимфе (Little, 1967). Вместе с тем на морском моллюске *Nerita fulgurans* было показано (Little, 1972), что почки почти не контролируют ионный состав гемолимфы. Анализ жидкости, экскретируемой почками, проведен и на некоторых головоногих моллюсках (Robertson, 1949, 1953). Почки *Eledone cirrosa* реабсорбируют ионы K, Ca, Mg и Cl и секретируют ионы SO_4 и Na, что приводит соответственно к повышению или к понижению их уровня в крови.

Таким образом, в ряде случаев проявляется способность почки моллюсков к регуляции ионного состава гемолимфы. Однако ионорегулирующая функция почки имеет, по-видимому, разную степень развития у представителей этого типа беспозвоночных и выполняет различную нагрузку в отношении регуляции концентрации отдельных ионов в крови.

В связи с рассматриваемым вопросом о характере водно-солевого обмена моллюсков необходимо отметить, что почки этих животных, принимающие лишь слабое участие в регуляции ионного состава гемолимфы, одновременно с этим не несут и осморегуляторной нагрузки. Они производят мочу, изотоничную гемолимфе (Todd, 1964a; Gilles, 1972).

Принципиально иной характер водно-солевого обмена свойствен морским моллюскам, герметизирующим мантийную полость при экстремальных изменениях концентрации морской воды (зона резистентности) или временно изолирующихся от внешней среды в диапазоне переходных соленостей. Осмотическое равновесие с внешней средой наблюдалось лишь в диапазонах концентрации морской воды, соответствующих зоне 100%-ной активности животных и различающихся у моллюсков из мест обитания с неодинаковым соленостным режимом. Так, например, у *Littorina littorea* из Балтийского моря осмотическое выравнивание со средой отмечено лишь при солености выше 5 ‰, а у тех же моллюсков из Белого моря – при солености выше 12–14 ‰ (рис. 11). При более низкой солености осмотическое давление экстрависцеральной жидкости выше такового во внешней среде. Сравнивая эти данные с изменениями количества активных моллюсков, можно заключить, что гиперосмотичность экстрависцеральной жидкости сохраняется у животных, изолирующихся внутри раковины от неблагоприятного воздействия низкой солености. „Открытые" моллюски в диапазоне переходных (субоптимальных) концентраций морской воды были также гиперосмотичны в той или иной степени, что могло быть вызвано замедлением водно-солевого обмена и (или) более поздней разгерметизацией мантийной полости. Подтверждением этому могут служить результаты сравнения скорости

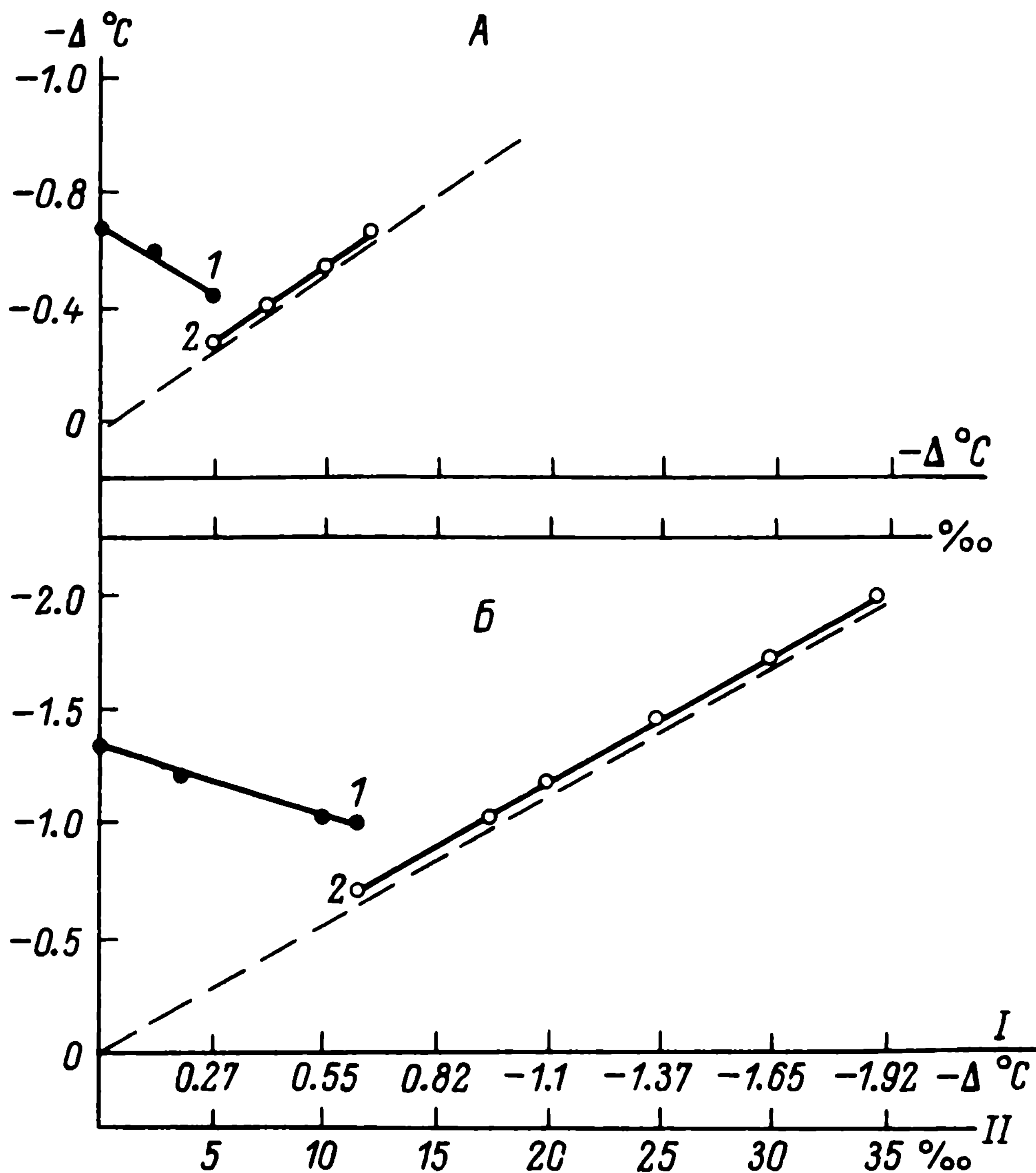


Рис. 11. Изменения осмотической концентрации экстрависцеральной жидкости *Littorina littorea* из Балтийского (*А*) и Белого (*Б*) морей, помещенных в воду различной солености (*А* – Klekowski, 1963; *Б* – Бергер, 1976а).

По оси ординат – депрессия точки замерзания экстрависцеральной жидкости, –°С; *по оси абсцисс* – депрессия точки замерзания морской воды, –°С·(*I*) и соленость морской воды, ‰ (*II*). *Прерывистая линия* – линия изотонии внутренней и внешней среды. *1* – „закрытые", *2* – „открытые" моллюски.

потери солей у моллюсков и других беспозвоночных (табл. 5). Раковинные литоральные моллюски обладают минимальной скоростью потери солей, тогда как все остальные исследованные животные (кишечнополостные, иглокожие, хитоны, крылоногие и голожаберные моллюски) быстро теряют соли в условиях максимальной гипотонии внешней среды (дистиллированная вода). Таким образом, благодаря высокой эффективности герметизации мантийной полости обессоливание организма раковинных моллюсков, изолирующихся от внешней среды при экстремальном опреснении, происходит в 100–300 раз медленнее, чем у остальных организмов, не обладающих подобной возможностью.

Интересный пример приспособления, препятствующего обессоливанию организма в гипотонических условиях, дает также изучение литорального моллюска *Testudinalia tesselata*, способного плотно присасываться к субстрату при резком изменении солености. При этом моллюски теряют в 2.5 раза меньше солей, чем перевернутые экземпляры (рис. 12).

Таблица 5

Скорость потери солей у различных беспозвоночных

Вид	Скорость потери солей, мг NaCl/г·ч ($M \pm m$)	Источник
Coelenterata		
Lucernaria quadricornis	26±2.0	Бергер, 1968
Mollusca		
Littorina saxatilis	0.20±0.03	Бергер, 1976а
Mytilus edulis	0.42±0.03	Тот же
Tonicella marmorea	10±1	Бергер, 1969а
Clione limacina	12±1	Тот же
Cadlina laevis	26±5	" "
Scyllacea pelagica	40	Карандеева, 1964
Echinodermata		
Asterias rubens	14±0.8	Бергер, 1966
Henricia sanquinolenta	21±1.7	Тот же
Ophiura robusta	15±1.0	" "
Ophiopholis aculeata	16±0.8	

Это приспособление менее эффективно, чем аналогичная реакция других литоральных раковинных моллюсков, и не может обеспечить длительное существование в условиях пониженной солености. Однако оно помогает переносить непродолжительное опреснение морской воды. Тестудиналии выживают в дистиллированной воде 2–4 ч, тогда как сублиторальный хитон *Tonicella marmorea* и голожаберные моллюски *Dendronotus frondosus, Coryphella lineata, Acanthodoris pilosa* и *Cadlina laevis* погибали в этих условиях через 20–30 мин (Бергер, 1976а).

Представление о том, что герметизация мантийной полости обеспечивает моллюскам поддерживание повышенной осмотической концентрации внутренней среды и возможность благодаря этому переживать длительное время в воде экстремально низкой солености возникло и утвердилось достаточно давно. Первой из известных нам работ, рассматривающих этот вопрос, было исследование, выполненное на моллюсках *Venus mercinaria* (Garrey, 1905), в котором было показано сохранение гиперосмотичности внутренней среды при помещении моллюсков в пресную воду. Несколько позже (Yazaki, 1929) в экспериментах на японской устрице *Ostrea circumpicta* было установлено, что эти моллюски, помещенные в 50%-ную морскую воду и захлопывающие при этом створки раковины, поддерживали повышенную осмотическую концентрацию внутренней среды. Выравнивания по этому параметру с внешней средой не происходило даже через 3 нед. Сходные наблюдения были выполнены впоследствии на различных двустворчатых (Milne, 1940; Беляев, 1951, 1957; Motwani, 1955; Наточин, 1966; Wilson, 1968; Gilles, 1972) и брюхоногих (Беляев, Зеликман, 1950; Klekowski, 1963; Todd, 1964а, 1964b; Avens, Sleigh, 1965; McAlister, Fischer, 1968; Бергер, 1971а, 1976а, и др.).

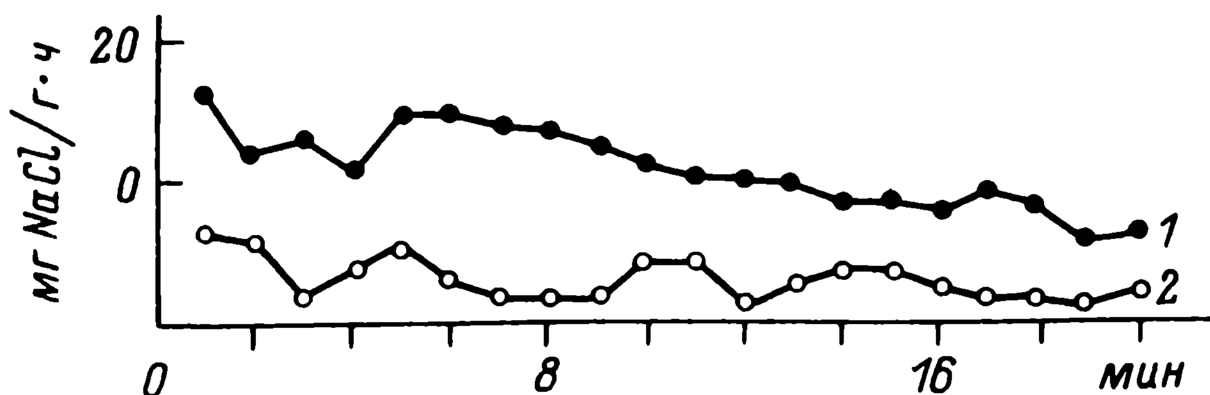


Рис. 12. Потеря солей *Testudinalia tesselata* в дистиллированной воде (Бергер, 1976а).

По оси ординат – скорость потери солей, мг NaCl/г · ч; *по оси абсцисс* – время, мин. *1* – перевернутые, *2* – присосавшиеся моллюски.

Кроме упоминавшихся выше данных о том, что внутренняя среда „закрытых" моллюсков длительное время не выравнивается в осмотическом отношении со средой обитания, наиболее показательны результаты сравнения изменений осмотической концентрации у моллюсков, изолировавшихся от внешней среды, и моллюсков, не обладающих такой возможностью или специально лишенных ее.

Хитоны *Acanthochitona discrepans* не могут изолироваться от внешней среды при осмотическом стрессе. Их гемолимфа оказывается изоосмотичной среде обитания, очень быстро выравниваясь в осмотическом отношении с последней при уменьшениях солености в результате каждого разбавления (рис. 13). С другой стороны, у *Mytilus edulis* и гемолимфа, и экстрависцеральная жидкость довольно быстро (в пределах 24 ч) выравнивались по осмотической концентрации с морской водой, разбавленной почти в 2 раза, но длительное время (более 96 ч) сохраняли одинаковую и достаточно высокую гиперосмотичность при снижении солености воды, вызывавшем герметизацию мантийной полости.

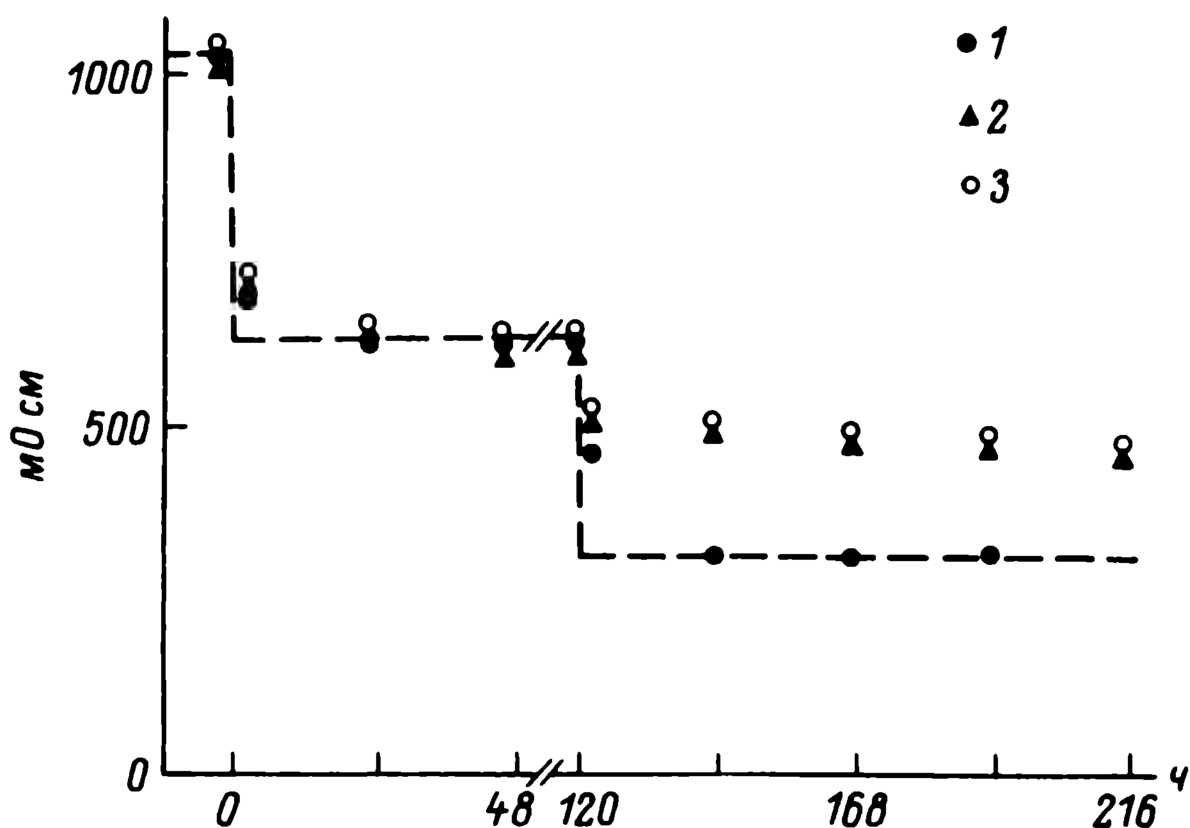
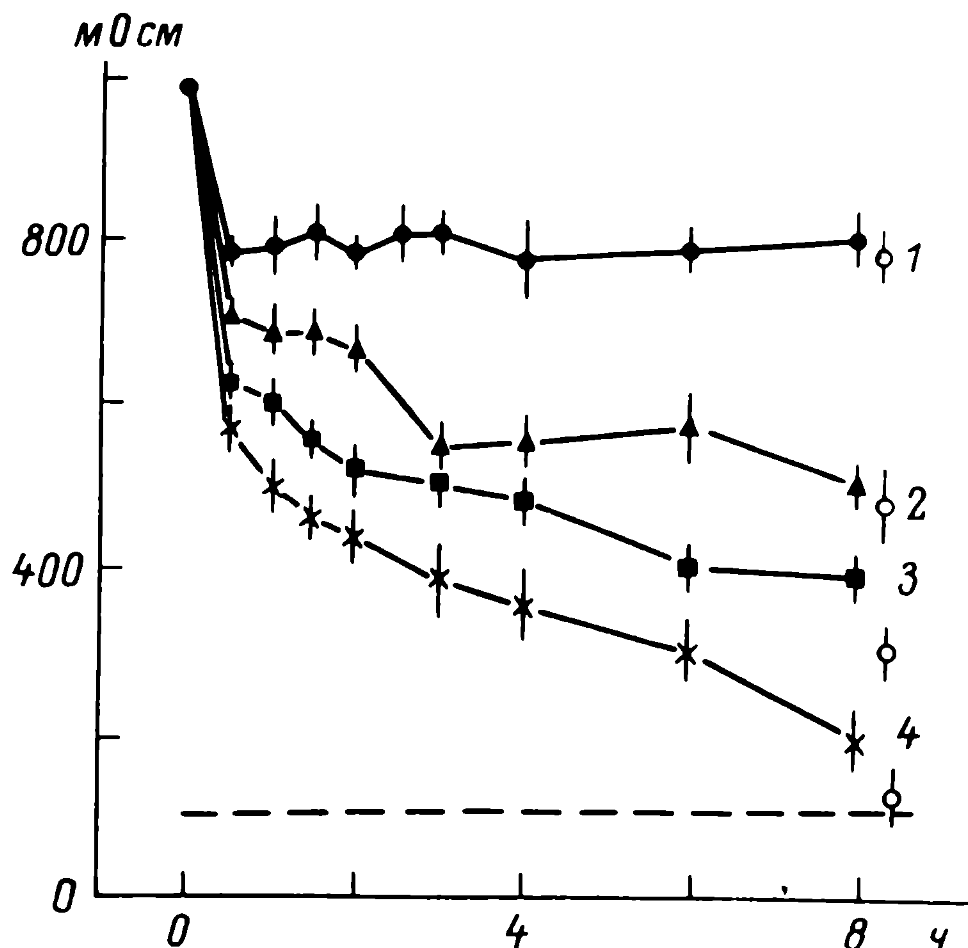


Рис. 13. Изменения осмотической концентрации крови (*1*) *Acanthochitona discrepa* и экстрависцеральной жидкости (*2*) и крови (*3*) *Mytilus edulis* при адаптации мо люсков к пониженной солености (Gilles, 1972).

По оси ординат – осмотическая концентрация мОсм; *по оси абсцисс* – время, *Прерывистая линия* – изменения осмолярности внешней среды.

Рис. 14. Изменения осмолярности гемолимфы *Mytilus edulis*, перенесенных в разбавленную (3.4 ‰) морскую воду (Davenport, 1979).

1–3 – мидии, между створками раковины которых введены стеклянные трубки диаметром 1.3 мм (*1*); 3 мм (*2*), 6 мм (*3*); *4* – мидии, мантийная полость которых постоянно омывалась водой (40 мл/мин) соленостью 3.4 ‰. *Светлые кружки* – осмолярность мантийной жидкости; *прерывистая линия* – осмолярность внешней среды. Остальные обозначения как на рис. 13.



Существенно важные доказательства дают также наблюдения над изменениями осмотической концентрации внутренней среды моллюсков с полностью блокированной или частично нарушенной способностью изолироваться от внешней среды. *Littorina littorea* с поврежденным оперкулумом имели при пониженной солености (менее 16 ‰) гораздо более низкое осмотическое давление гемолимфы, чем изолировавшиеся от внешней среды литторины с неповрежденной крышечкой (Todd, 1964b). При полном удалении оперкулума литторины вообще утрачивали способность поддерживать повышенное по сравнению со средой осмотическое давление экстрависцеральной жидкости и гемолимфы при помещении моллюсков в сильно разбавленную морскую воду (Schoffeniels, Gilles, 1972; Hoyaux et al., 1976).

Аналогично этому гораздо быстрее и более полно происходило осмотическое выравнивание между внутренней и внешней средой и у двустворчатых моллюсков *Xenostrobus securus* и *Mytilus edulis*, помещенных в воду пониженной солености и лишенных возможности изолироваться от среды обитания из-за распорок, введенных между створками раковины (Wilson, 1968; Наточин и др., 1979а, 1979б).

Если между створками раковины *Mytilus edulis*, изолировавшихся от неблагоприятной пониженной солености (3.5 ‰), ввести стеклянные трубки различного диаметра, то осмотическое выравнивание крови моллюсков с внешней средой происходит быстрее, чем у особей с плотно сомкнутыми створками (рис. 14). При этом понижение осмолярности крови ускоряется по мере увеличения диаметра распорок. Однако даже при максимальном (6 мм) диаметре трубок, вставленных между створками раковины, кровь мидий была значительно гипертоничнее внешней среды, что свидетельствовало о замедленном водно-солевом обмене. Только у моллюсков, мантийная полость которых принудительно омывалась водой пониженной (3–5 ‰) солености, наблюдалось почти полное выравнивание осмолярности внутренней и внешней среды. Исходя из этих данных, можно заключить, что смыкание створок является

не единственной причиной сохранения гиперосмотичности моллюсков. Очевидно, что демпфирование водно-солевого обмена обусловлено деятельностью нескольких взаимосвязанных механизмов, среди которых существенную роль играют также пережимание сифонов и прекращение фильтрации воды из-за остановки ресничек жабр и подтягивания висцерального комплекса (Закс, Соколова, 1965; Davenport, 1979; Наточин, Бергер и др., 1979). Многокомпонентность изолирующего механизма подтверждается и сложностью рецепторного аппарата, состоящего, как отмечалось выше, из осмо- и натриорецепторов, локализованных в разных частях тела моллюсков. По-видимому, включение отдельных детекторов, имеющих не только разную природу и локализацию, но и, возможно, разные пороги чувствительности, обеспечивает согласованную и сбалансированную деятельность разнообразных механизмов блокировки водно-солевого обмена моллюсков, изолирующихся от внешней среды при низкой солености.

Изложенные выше сведения позволяют предполагать, что поддержание моллюсками повышенной осмолярности гемолимфы и экстрависцеральной жидкости при экстремальном опреснении морской воды достигается только благодаря изоляции их мантийной полости, блокирующей водно-солевой обмен организма с внешней средой.

Изоляция мантийной полости обеспечивает моллюскам поддержание неравновесного в осмотическом отношении состояния не только в гипотонических условиях, но и при экстремально высокой концентрации солей (Карпевич, 1955; Беляев, 1957).

Эффективность изолирующей реакции отличается у разных моллюсков. Однако даже у тех видов, у которых она достигает наибольшего уровня, оказывается невозможным полностью подавить как процесс потери солей организмом, так и поступление воды внутрь его при гипоосмотическом стрессе. Последнее очевидно из результатов опытов на *Hydrobia ulvae* и *Littorina* spp., в которых было установлено проникновение красителя (феноловый красный) в мантийную полость моллюсков даже при условии их изоляции от среды обитания, имеющей низкую соленость (Todd, 1964a, 1964b).

„Пассивная" роль, которую в этой ситуации играет изоляция внутри раковины, сильно снижающая скорость эндоосмоса воды и диффузии солей из организма, проявляется и в характере изменений осмотической концентрации как экстрависцеральной жидкости, так и гемолимфы моллюсков. Как правило, для регуляторных систем свойственны переходные процессы, отличающиеся прежде всего фазными изменениями регулируемого параметра, что выражается и в начальном „перерегулировании" и следующих за ним затухающих колебаниях (Дришель, 1960; Гродинз, 1966, и др.). Иная динамика переходных процессов характерна для рассматриваемого случая. Отсутствие достоверных колебаний осмолярности внутренней среды, уровень которой постепенно понижается (Freeman, Rigler, 1957; Бергер, 1976a), свидетельствует о превалировании в водно-солевом обмене моллюсков процессов физико-химического выравнивания, скорость которых резко снижена в результате изоляции от внешней среды. Это означает также отсутствие у „закрытых" моллюсков

активной осморегуляции, под которой понимается „...процесс поддержания постоянства суммарной концентрации ионов и молекул в жидкости тела..." (Гинецинский, 1963, с. 16). Осморегуляция гомеосмотических животных, основанная на работе механизмов активного транспорта ионов в специализированных органах и системах (почки, жабры и др.), позволяет в норме поддерживать уровень осмотической концентрации внутренней среды неограниченно долго. В отличие от нее сохранение гетероосмотичности моллюсков возможно лишь ограниченное, хотя иногда весьма значительное время. В связи с этими особенностями водно-солевого обмена морских моллюсков, принадлежащих к пойкилоосмотическим организмам, целесообразно, по-видимому, обозначить свойственную им способность к временному поддержанию неравновесного осмотического состояния внутренней среды как факультативную псевдоосморегуляцию. При этом имеется в виду, что моллюски поддерживают осмотическую неравновесность с внешней средой не путем активного транспорта ионов как типичные осморегуляторы, а лишь за счет временного подавления водно-солевого обмена в результате герметизации мантийной полости. Дэвенпорт (Davenport, 1979) предлагает для обозначения этих явлений близкий термин: „кратковременные осморегуляторы" (short term osmoregulators).

Считается установленным, что эта способность моллюсков обеспечивает им переживание в условиях экстремальных изменений солености, предохраняя клетки и ткани от неблагоприятных внешних воздействий. При всей очевидности это положение нуждается в целом ряде существенных уточнений.

3.3. Устойчивость моллюсков к экстремальным изменениям солености

Как отмечалось выше, отдельные виды морских моллюсков могут существовать при солености порядка 4–8 ‰. Однако большинство из них не обладает столь значительной эвригалинностью и погибает при более высокой солености, величина которой варьирует у разных видов. Стеногалинные морские виды не выносят, как правило, в эксперименте солености ниже 17–18 ‰, тогда как эвригалинные моллюски не гибнут при уменьшении солености до 10–15 ‰, а в отдельных случаях и до 3–4 ‰. Подтверждающие это данные весьма многочисленны. Сошлемся в качестве примера лишь на очень обстоятельную работу, в которой было исследовано влияние изменений солености на различных двустворчатых моллюсков Северной Америки (Castagna, Chanley, 1973). Изучив пределы опреснения, переносимого моллюсками 29 видов, эти авторы показали, что они не погибают при снижении солености до 18 ‰, 25 видов выживает при 13 ‰, тогда как лишь 10 видов способно выдержать понижение солености до 5 ‰ (рис. 15). К числу последних, наиболее устойчивых моллюсков относились *Brachidontes recurvus*, *Crassostrea virginica*, *Macoma baltica*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis* и некоторые другие виды, обитающие в местах со значительными колебаниями солености.

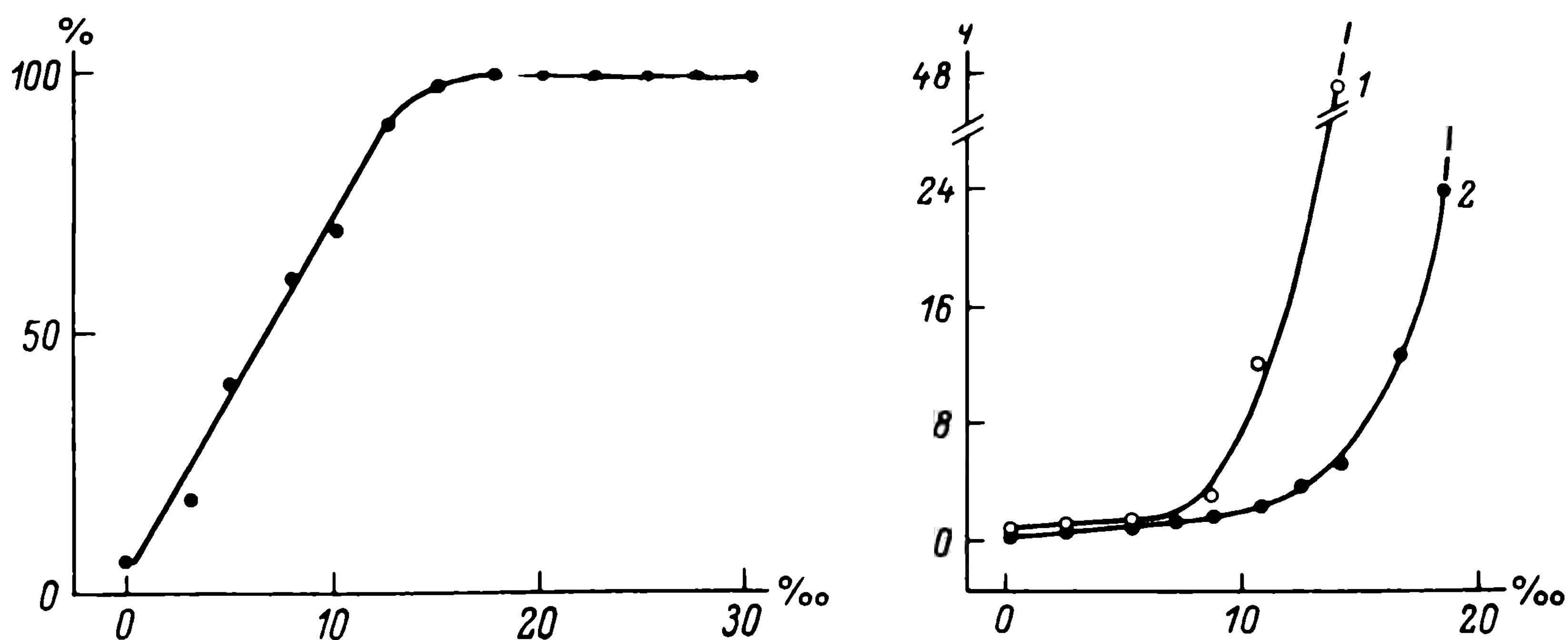


Рис. 15. Относительное количество видов двустворчатых моллюсков, имеющих разную устойчивость к низкой солености (по данным Castagna, Chanley, 1973).

По оси ординат – число видов, % от общего количества; *по оси абсцисс* – минимальная переносимая соленость, ‰.

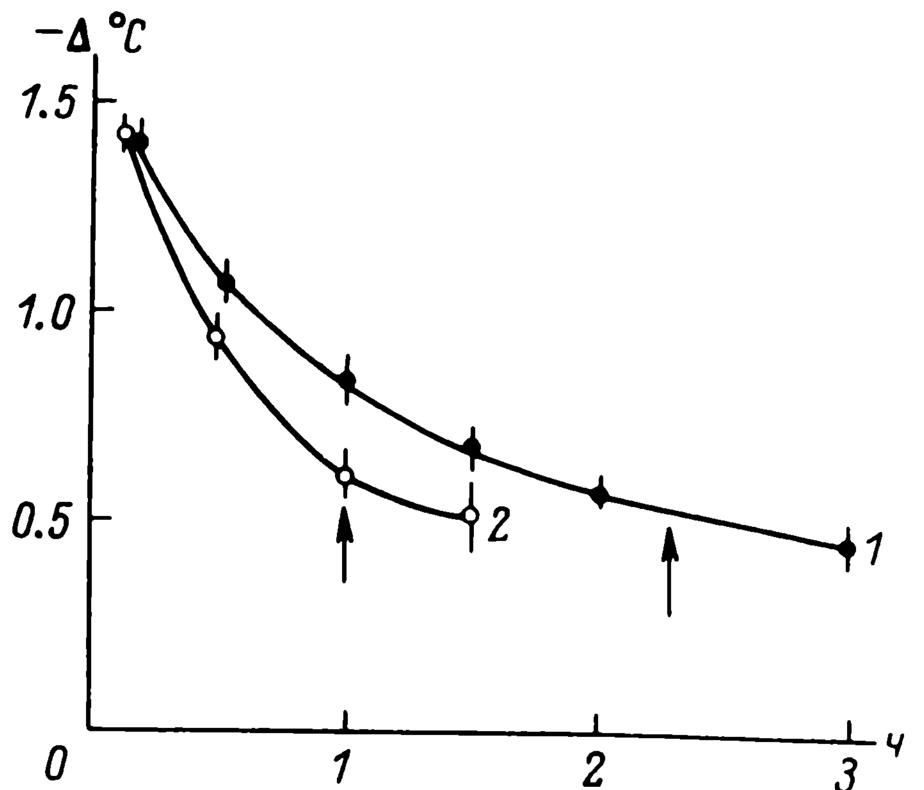
Рис. 16. Выживаемость беломорских моллюсков *Coryphella lineata* (*1*) и *Clione limacina* (*2*) в воде различной солености (Бергер, 1980).

По оси ординат – выживаемость, ч; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

Пределы солености, переносимой моллюсками, могут сдвигаться в зависимости от целого ряда причин. Прежде всего их смещение происходит под влиянием акклиматизации (т. е. в естественной ситуации) или акклимации (в эксперименте) к изменениям солености, температуры и других абиотических факторов (Remane, Schlieper, 1958; Kinne, 1971; Schlieper, Theede, 1975, и др.). Как правило, в условиях лабораторного однофакторного эксперимента моллюски имеют гораздо большую выносливость к изменениям солености, чем это следует из анализа их распространения в сильно опресненных водоемах. Причиной этого наряду с модифицирующим влиянием других абиотических факторов служит воздействие различных биотических отношений (конкуренция с другими видами, наличие или отсутствие пищи, характер субстрата и т. д.). Все это может вызвать значительные изменения устойчивости моллюсков к солености (Remane, Schlieper, 1958; Muss, 1967; Castagna, Chanley, 1973, и др.), влияя на реализацию их адаптивных потенций. По-видимому, максимально используют свои адаптационные возможности виды, проникающие в сильно опресненные морские и солоноватые водоемы с плавным градиентом солености. Примером могут служить моллюски, обитающие в опресненных заливах Балтийского моря. Однако даже для этих форм оказывается невозможным существование при солености ниже „критической", т. е. ниже 4–5 ‰ (Theede, Lassig, 1967). Проникновение через этот барьер требует выработки специальных осморегулирующих механизмов и оказывается невозможным для типичных пойкилоосмотических организмов, в том числе и для моллюсков (Хлебович, 1974), для которых соленость ниже критической в любом случае соответствует летальному диапазону.

Рис. 17. Изменение осмотической концентрации экстрависцеральной жидкости *Buccinum tennue* (*1*) и *B. undatum* (*2*), помещенных в пресную воду (Бергер, 1980).

По оси ординат – депрессия точки замерзания экстрависцеральной жидкости, –°С; *по оси абсцисс* – время, ч. *Стрелки* – появление первых погибших моллюсков.



В этом диапазоне концентраций морской воды (летальная зона) моллюски могут лишь временно переживать, изолировавшись от внешней среды. Формы, лишенные такой возможности, как, например, голожаберные и крылоногие моллюски, погибают в этих условиях чрезвычайно быстро, как правило, в течение 10–30 мин. Беломорские крылоногие моллюски *Clione limacina* и голожаберники *Coryphella lineata* погибали при низкой солености (0–8 ‰) за 10–60 мин и лишь при более высокой солености время их переживания резко увеличивалось (рис. 16).

Весьма низкой устойчивостью обладают некоторые раковинные сублиторальные моллюски. Так, гибель в пресной воде *Buccinum undatum* и *B. tennue* из Белого моря наступала соответственно через 2.5–3 и 1–1.5 ч в результате гипергидратации организма и быстрого снижения осмотической концентрации внутренней среды (рис. 17) вследствие потери солей и эндоосмоса воды. Более устойчивы к пресной воде литоральные двустворчатые моллюски *Mya arenaria* и *Macoma baltica*, погибающие в этих условиях соответственно через 98 и 120 ч. Снижение осмотической концентрации их внутренней среды происходило медленнее, чем у моллюсков предыдущей группы. К моменту гибели в пресной воде депрессия

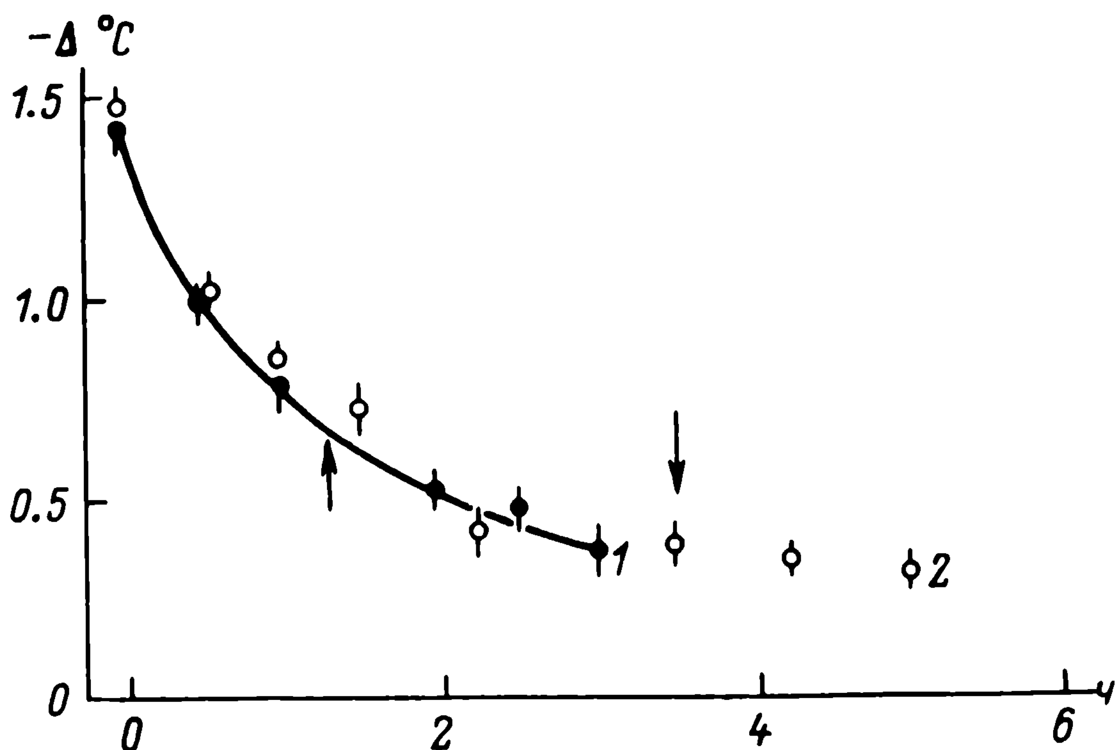


Рис. 18. Изменение осмотической концентрации экстрависцеральной жидкости при помещении *Macoma baltica* (*1*) и *Mya arenaria* (*2*) в пресную воду (Бергер, 1980).

Остальные обозначения как на рис. 17.

Таблица 6

Устойчивость и эффективность изоляции от внешней среды некоторых моллюсков Белого моря (Бергер, 1980)

Вид	Переживание в пресной воде, ч	Скорость потери солей, мг NaCl/г·ч ($M \pm m$)	Депрессия точки замерзания внутренней среды к моменту гибели в пресной воде, –°С ($M \pm m$)
Clione limacina	0.4	12±1	0.86±1
Limacina helicina	0.5	–	–
Cadlina laevis	0.5	26±5	–
Tonicella marmorea	0.5	10±1	–
Testudinalia tesselata	3	10±1	–
Margarites helicinus	3.5	3.8±0.2	0.66±0.04
Buccinum undatum	3.0	3.9±0.4	0.64±0.02
Musculus discors	46	0.78±0.06	0.32±0.03
Macoma baltica	120	0.51±0.04	0.28±0.02
Mya arenaria	98	0.5	0.36±0.05
Mytilus edulis	230	0.42±0.03	0.98±0.04
Littorina saxatilis	290	0.20±0.03	0.65±0.03
Hydrobia ulvae	910	0.12±0.02	–

экстрависцеральной жидкости достигала величин порядка –0.28–0.36 °С (рис. 18), что эквивалентно солености 5–7 ‰. Близкие величины устойчивости к пресной воде и депрессии экстрависцеральной жидкости в момент гибели беломорских *M. arenaria* и *M. baltica* отмечены и другими авторами (Голиков, Смирнова, 1974; Хлебович, 1974). Таким образом, эти моллюски способны некоторое время сопротивляться экстремальному гипоосмотическому воздействию. Однако из-за недостаточно эффективной герметизации мантийной полости их способность к факультативной псевдоосморегуляции оказывается весьма ограниченной. Они не могут поддерживать достаточно высокий гиперосмотический уровень внутренней среды дольше нескольких суток и погибают при его снижении до величин, близких к „критической солености". Тем не менее для этих моллюсков (*M. arenaria, M. baltica*), обитающих в грунте при относительно небольших колебаниях солености, характерных для интерстициальных вод (Pearse, Gunter, 1957; Kinne, 1971), подобной ограниченной способности к факультативной псевдоосморегуляции и соответствующего уровня устойчивости оказывается, по-видимому, вполне достаточно.

У типичных литоральных видов (например, *Mytilus edulis* и *Littorina saxatilis*) устойчивость к пресной воде достигает весьма значительных величин, а скорость потери солей минимальна (табл. 6). Благодаря совершенной изоляции внутри раковины они сохраняют достаточно высокий уровень осмолярности внутренней среды в течение всего пребывания в пресной воде (табл. 6) и погибают спустя 9–13 сут, по-видимому, от каких-то иных причин, не связанных с обессоливанием и обводнением организма. Их гибель наступает, вероятно, не из-за гипоосмотического стресса, а вследствие длительной асфиксии и накопления

кислых продуктов анаэробного обмена, характерного для „закрытых" моллюсков (Meenaksi, 1957; Алякринская, 1972). В связи с этим показательно, что периодическое (через 2–3 сут) введение в мантийную полость порций свежей воды, соленость которой соответствовала таковой экстрависцеральной жидкости, увеличивало время переживания в пресной воде беломорских мидий с 9–10 до 16–17 сут. Одновременно с этим отсасывание половины экстрависцеральной жидкости снижало их устойчивость к пресной воде до 3–4 сут (Бергер, 1980). По-видимому, объем экстрависцеральной жидкости и способность переносить длительную асфиксию являются ведущими факторами, определяющими устойчивость к пресной воде в том случае, когда моллюски имеют достаточно развитую способность к факультативной псевдоосморегуляции.

Заканчивая обсуждение материалов данной главы, подведем некоторые общие итоги. Морские моллюски относятся к типичным пойкилоосмотическим организмам. Их внутренняя среда изоосмотична морской воде (в пределах диапазона толерантности). При более значительных изменениях солености (зона резистентности) моллюски проявляют способность в той или иной степени изолироваться от внешней среды. Эффективность изолирующей реакции и величины солености, при которых происходит срабатывание изолирующего рефлекса, варьируют в зависимости от экологических и морфо-функциональных особенностей отдельных видов. Герметизация мантийной полости и связанное с ней подавление обмена водой и солями с внешней средой служат основными механизмами, обеспечивающими временное сохранение анизоосмотичности внутренней среды моллюсков. Способность к факультативной псевдоосморегуляции достигает максимального развития у некоторых литоральных видов, отличающихся высокой резистентностью к экстремальным изменениям солености.

Глава 4

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ ОСМОТИЧЕСКОЙ ТОЛЕРАНТНОСТИ

4.1. Функциональная пластичность организма

Как и другие абиотические факторы внешней среды, соленость оказывает существенное влияние на функциональную активность самых разных животных, в том числе и морских моллюсков. При этом характер и степень ее воздействия на отдельные стороны их жизнедеятельности весьма различны и зависят от экологических особенностей исследуемых видов и чувствительности анализируемых функций. Основные данные, свидетельствующие об этом, получены при изучении влияния солености на интенсивность дыхания, скорость роста, фильтрационную активность, образование биссуса и некоторые другие физиологические процессы. Наиболее подробно исследованы изменения интенсивности дыхания. Однако до сих пор нет единого мнения не только по поводу размеров энергетических затрат на осмотическую регуляцию, но и относительно общих закономерностей перестройки процессов энергетического обмена водных беспозвоночных при изменениях солености (Remane, Schlieper, 1958; Карандеева, 1966; Kinne, 1971; Хлебович, 1974). В большинстве случаев определение потребления кислорода у подопытных животных проводилось в так называемых острых опытах, т. е. или непосредственно после помещения в морскую воду различной концентрации или после короткого промежутка времени, измеряемого несколькими часами. Исследования с иным подходом, т. е. анализ изменений энергетического обмена в ходе длительного привыкания животных к изменениям солености, редки.

Анализируя реакции водных беспозвоночных на изменения солености, Кинне (Kinne, 1971) выделил 4 типа преобразования скорости потребления кислорода:

1) увеличение при субнормальной и (или) уменьшение при супранормальной солености;
2) увеличение при суб- и супранормальной солености;
3) уменьшение при суб- и супранормальной солености;
4) отсутствие изменений.

Для морских моллюсков в большинстве случаев характерны изменения скорости потребления кислорода, соответствующие 3-му типу реакции.

У типично морских стеногалинных форм интенсивность дыхания изменяется наиболее значительно при отклонении солености от нормального уровня, как в сторону увеличения, так и при ее уменьшении.

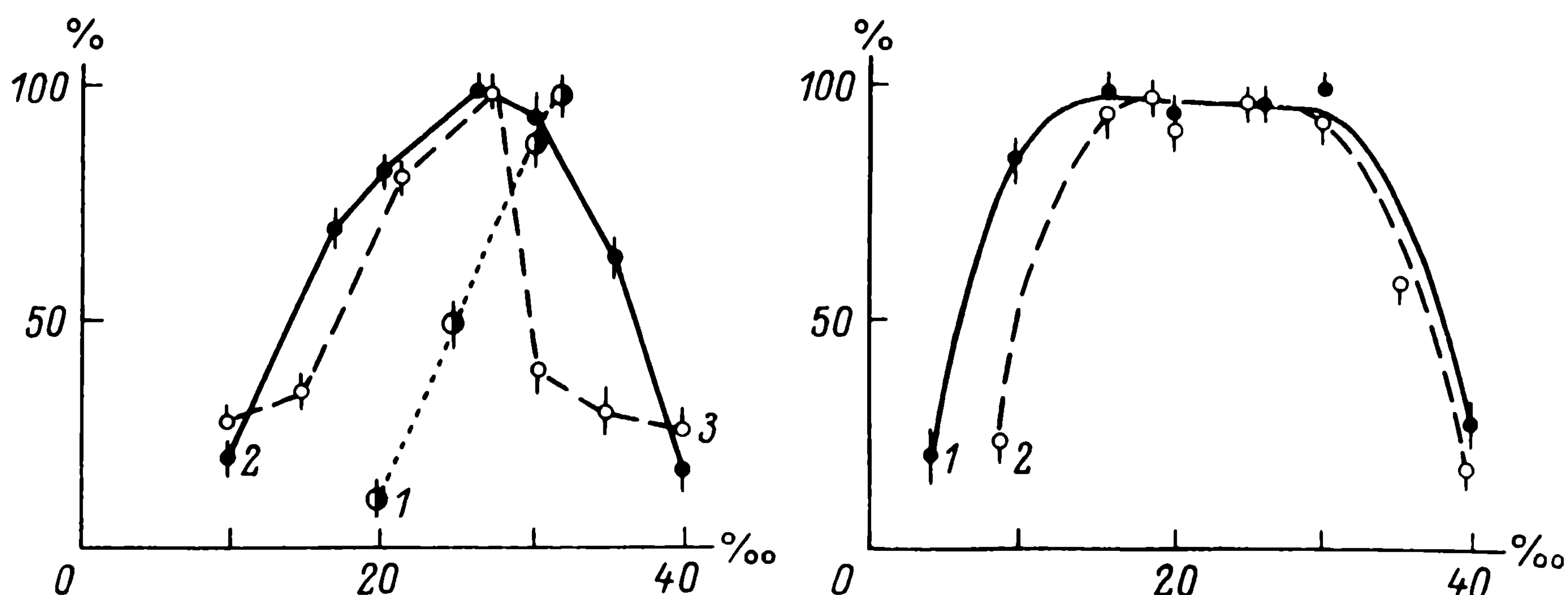


Рис. 19. Интенсивность дыхания *Patinopecten yessoensis* (*1*), *Limacina helicina* (*2*) и *Margarites helicinus* (*3*) в воде различной солености (Бергер, Ковалева, 1974, с дополнениями).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, % от контроля; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

Рис. 20. Интенсивность дыхания *Mytilus edulis* (*1*) и *Macoma baltica* (*2*) в воде различной солености (Бергер, 1980).

Остальные обозначения как на рис. 19.

У морского гребешка *Patinopecten yessoensis*, обитающего в зал. Посьета (Японское море) при солености 31.8–33.5 ‰ (Скарлато, 1981), снижение солености с 32 (контроль) до 15 ‰ вызывало при 4-часовой экспозиции угнетение скорости потребления кислорода в 5.7 раза по сравнению с контрольным уровнем (рис. 19). У сублиторального моллюска *Margarites helicinus* и пелагического крылоногого моллюска *Limacina helicina*, собранных в Белом море при солености 25–27 ‰, наибольшая интенсивность дыхания наблюдалась (через 4 ч) при солености 26 ‰ (контроль). Снижение концентрации морской воды до 10 ‰ или ее увеличение до 40 ‰ приводило к падению скорости потребления кислорода, сильнее выраженному у более стеногалинного *M. helicinus*.

Для эвригалинных моллюсков характерен аналогичный тип реакции. Однако снижение скорости потребления кислорода происходит при гораздо больших отклонениях солености от нормы. При одинаковых изменениях этого фактора дыхание эвригалинных форм угнетается гораздо меньше, чем у стеногалинных видов. Так, например, скорость потребления кислорода у моллюсков *Macoma baltica* и *Mytilus edulis* из Белого моря, отличающихся значительной эвригалинностью, не снижалась в пределах широкого диапазона солености: 17–30 (*M. baltica*) и 15–30 ‰ (*M. edulis*). Лишь более значительные отклонения от нормы (25–26 ‰) вызывали угнетение дыхания этих моллюсков (рис. 20).

Угнетение дыхания при отклонении солености среды от нормального уровня описано для различных морских моллюсков. Насколько нам известно, впервые это было показано в экспериментах на мидиях *Mytilus galloprovincialis* (Bouxin, 1931) и *M. edulis* (Maloeuf, 1937). Затем последовали многочисленные исследования, подтверждающие эти данные и выполненные на других видах. А. Ф. Карпевич (1947) показала, что

Dreissena andrusovi из осолоненных участков Каспийского моря имеет максимум дыхания при солености 5–11 ‰. При повышении или снижении солености наблюдалось угнетение дыхания. Аналогичные данные были получены и на других моллюсках: каспийских *Monodacna colorata edentula*, азовских *M. colorata tanaisiana* и балтийских *Macoma baltica* (Карпевич, 1968; Карпевич, Шурин, 1968). И. Н. Дрегольская (1961) показала, что скорость потребления кислорода черноморскими моллюсками *Mytilaster lineatus*, обитающими при 17–18 ‰, снижается по мере отклонения солености в обе стороны от нормального уровня. Сходным образом реагировали на изменения солености *Buccinum undatum*, *Neptunea antiqua* и *N. despecta* (Staaland, 1972), *Nassa obsoleta* (Sindermann, Rosenfield, 1957), *Teredo navalis* и *T. pedicellata* (Солдатова, Турпаева, 1960; Солдатова, 1962), *Nassa reticulata* (Турпаева, 1962) и др. В связи с этим следует отметить, что угнетение дыхания при отклонениях солености среды от оптимума, характерное для морских моллюсков, свойственно и многим другим пойкилоосмотическим беспозвоночным (Крепс, 1925, 1929; Shoup, 1932; Remane, Schlieper, 1958; Лазарева, 1961; Карандеева, 1966; Kinne, 1971; Хлебович, 1974, и др.). Исходя из общности реакции всех этих организмов на изменения солености, можно предполагать наличие у них сходных механизмов, определяющих изменения энергетического обмена.

Природа этих механизмов остается до настоящего времени невыясненной. Существует несколько гипотез, каждая из которых объясняет лишь часть имеющихся фактов. Суть их сводится к следующему.

Шлипер (Schlieper, 1929) предположил, что изменения скорости потребления кислорода и, в частности, ее повышение при помещении эвригалинных форм, например некоторых ракообразных, в воду пониженной солености может быть связано с увеличением энергетических затрат на осморегуляцию. Доказательство правильности этой гипотезы он видел в том, что у пойкилоосмотических форм, лишенных осморегуляции, скорость потребления кислорода в подобных условиях не увеличивается, а, как было показано выше, уменьшается. Однако уже Крог (Krogh, 1939) высказал серьезные сомнения в справедливости подобного предположения. Позже были произведены расчеты, показавшие, что траты на осморегуляцию составляют всего около 1–2% от общей метаболической энергии организма (Potts, 1954). Таким образом, возникает противоречие. С одной стороны, энергетические затраты на осморегуляцию столь малы, что не должны сказываться на скорости потребления кислорода целым организмом. С другой стороны, такие изменения интенсивности дыхания обнаружены у многих беспозвоночных. Следовательно, изменения скорости потребления кислорода при смене солености не связаны с осморегуляцией на уровне целого организма, как это предполагал Шлипер и как это допускается рядом авторов (Remane, Schlieper, 1958; Rao, Madanmohandro, 1963, и др.). Кроме того, его гипотеза все равно не объясняет причины изменений интенсивности дыхания пойкилоосмотических организмов в воде различной солености. Будучи лишены осморегуляции, они в соответствии с этим предположением вообще не должны были бы менять скорость потребления кислорода в ответ на изменения солености.

В связи с этим следует подчеркнуть, что впоследствии от этой гипотезы отказался и ее автор, отметивший (Schlieper, Theede, 1975, с. 8), что „...сложность зависимости между соленостью и интенсивностью обмена веществ не позволяет ее объяснить и описать полно"

Гросс (Gross, 1957) считал, что изменения скорости метаболизма животных, помещенных в воду различной солености, могут быть связаны с увеличением их двигательной активности, обусловленным стремлением уйти от неблагоприятного воздействия. Однако существуют данные о том, что зависимость между соленостью среды и интенсивностью дыхания сохраняется и у наркотизированных животных (Beadle, 1931; Hiscock, 1953; Rao, 1958).

Бидл (Beadle, 1931) предполагал, что потребление кислорода обычно увеличивается при помещении животных в более низкую соленость, и связывал активацию дыхания с двигательной активностью организма, сопротивляющегося набуханию. Но и эта точка зрения не может объяснить фактов уменьшения скорости потребления кислорода, отмеченного для многих, главным образом пойкилоосмотических организмов. Кроме того, в этом случае остается также неясным, как трактовать имеющиеся факты об активации дыхания некоторых водных животных (см., например, Kinne, 1971) при повышенной солености, когда организм подвергается дегидратации.

Ланге (Lange, 1972; Lange et al., 1972) высказано интересное предположение о том, что снижение скорости дыхания морских моллюсков при пониженной солености обусловлено соответствующим падением растворимости и скорости диффузии кислорода в воде. Однако эти представления также не могут объяснить, почему скорость потребления кислорода моллюсками уменьшается не только при низкой, но и при высокой солености.

Было предпринято еще несколько попыток объяснить связь изменений скорости дыхания водных беспозвоночных с соленостью среды. Тем не менее до сих пор нет единой гипотезы, если таковая вообще возможна, объясняющей рассматриваемую зависимость. В последнее время стало утверждаться сформулированное пока только в самой общей форме представление о том, что причину значительных изменений уровня потребления кислорода целым организмом при действии различной солености следует искать в изменении метаболизма всех его тканей и клеток, а не только тех, которые осуществляют активный транспорт ионов в связи с осморегуляцией (Карандеева, 1966; Styczynska-Jurewich, 1970; Ивлева, 1971). При смене солености нарушения обмена могут быть связаны с альтерацией тканей и клеток в результате осмотического стресса. Дальнейшее обсуждение этих представлений целесообразнее провести ниже, при рассмотрении клеточных и молекулярных реакций на изменения солености внешней среды.

Как отмечалось выше, отклонения солености от нормальных величин воздействуют не только на интенсивность дыхания, но влияют и на другие проявления функциональной активности моллюсков.

Изменения двигательной активности тестировались в наших экспериментах по количеству взмахов „крыльев" (видоизмененной ноги)

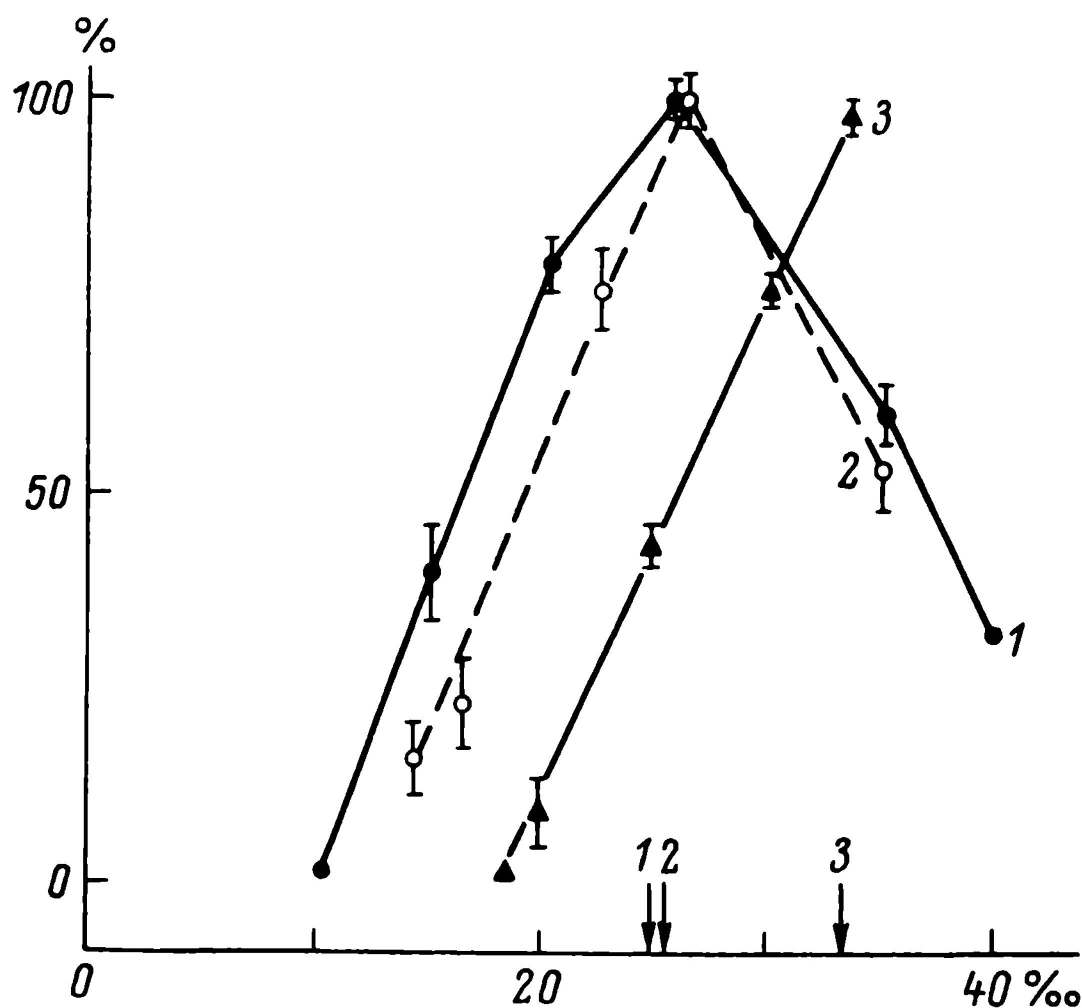


Рис. 21. Изменения двигательной активности *Epheria vincta* (*1*), *Limacina helicina* (*2*) и *Patinopecten yessoensis* (*3*) через 3 ч пребывания в воде различной солености (Бергер, Ковалева, 1974, с дополнениями).

По оси ординат – двигательная активность, % от контроля; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *Стрелки* – соответствующая контрольная соленость.

Limacina helicina или по скорости вращения личинок *Epheria vincta*, собранных в Белом море при солености 25–26 ‰. Полученные данные (рис. 21), выраженные для сравнения в относительных величинах, показали резкое угнетение двигательной активности исследованных моллюсков по мере отклонения солености от контрольного уровня.

Падение двигательной активности, выражавшееся в уменьшении количества „хлопков" (периодических захлопываний створок раковины) при снижении солености, обнаружено и у приморского гребешка *Patinopecten yessoensis* (рис. 21). Все три вида изученных моллюсков, являющихся стеногалинными формами, обладают высокой чувствительностью к изменениям солености. У более эвригалинного беломорского моллюска *Littorina littorea* было отмечено (Бергер, 1980) сходное изменение скорости движения при кратковременном (3 ч) пребывании в разбавленной морской воде. Однако при снижении солености с 26 до 16 ‰ скорость движения литторин уменьшилась соответственно с 2.6 до 1.4 м/ч, т. е. на 46%, тогда как у двух других беломорских моллюсков активность угнеталась в сходных условиях в 2.6 (*Epheria vincta*) и 5.1 раза (*Limacina helicina*).

Аналогичные изменения двигательной активности, свидетельствующие об ее угнетении при отклонениях солености от нормального уровня, описаны и для других морских моллюсков (Schlieper, 1955; Wilson, 1968; Rosenberg, Rosenberg, 1973, и др.). Подавление функциональной активности при кратковременном гипо- и (или) гиперосмотическом стрессе зафиксировано и по изменению скорости фильтрации воды у различных двустворчатых моллюсков (Theede, 1963; Nagabhushanam, Sarojini, 1965, и др.).

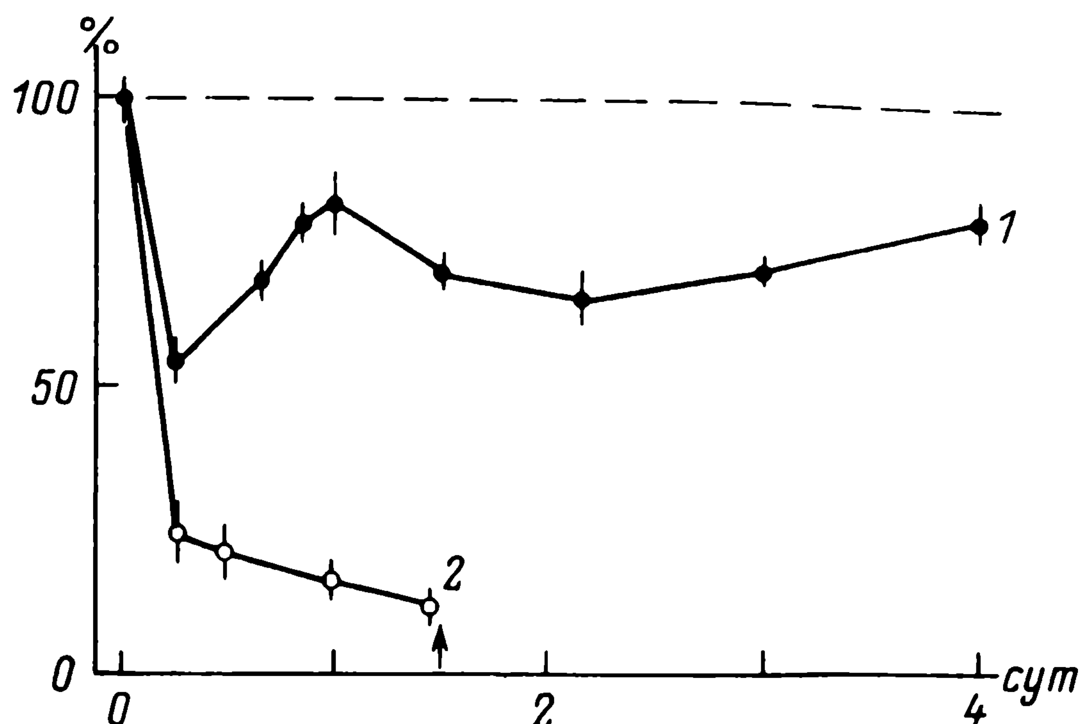


Рис. 22. Изменения скорости потребления кислорода после помещения *Limacina helicina* в воду соленостью 17 ‰ (*1*) и 14 ‰ (*2*) (Бергер, 1980).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, % от контроля; *по оси абсцисс* – время сут. *Стрелка* – появление погибших особей; *прерывистая линия* – уровень дыхания контрольных животных.

Таким образом, активность морских моллюсков претерпевает значительные изменения при кратковременном воздействии на организм меняющейся солености. Степень угнетения функциональной активности зависит от экологических особенностей организмов, величины внешнего воздействия и чувствительности отдельных функций.

При длительном существовании моллюсков в воде различной солености, не выходящей за границы диапазона их толерантности, уровень функциональной активности организма (в частности, скорость потребления кислорода) может оставаться почти неизмененным (Солдатова, Турпаева, 1960; Турпаева, 1962; Карандеева, 1966, и др.). Для того чтобы разобраться в этом кажущемся противоречии, рассмотрим результаты экспериментов по изучению функциональных преобразований в ходе акклимации моллюсков к длительным изменениям солености внешней среды.

После смены солености скорость дыхания моллюсков сохраняется на довольно низком уровне в течение некоторого времени, как правило, не дольше 1–2 сут. Затем по мере акклимации интенсивность дыхания восстанавливается до исходного или близкого к нему уровня. Полнота и скорость нормализации дыхания зависят от величины внешнего воздействия, адаптивных потенций исследуемых организмов и их функционального состояния. Так, например, у крылоногих моллюсков *Limacina helicina* из Белого моря интенсивность дыхания после первоначального значительного угнетения, вызванного снижением солености с 27 до 17 ‰, постепенно увеличивалась (рис. 22) и через 2–3 сут достигала уровня, который был ниже контрольного всего на 20–25 %. При более низкой солености (14 ‰) активация дыхания не наблюдалась и моллюски погибали спустя 36–48 ч после начала опыта.

Сходные изменения скорости потребления кислорода обнаружены и у литоральных беломорских моллюсков рода *Littorina* (рис. 23).

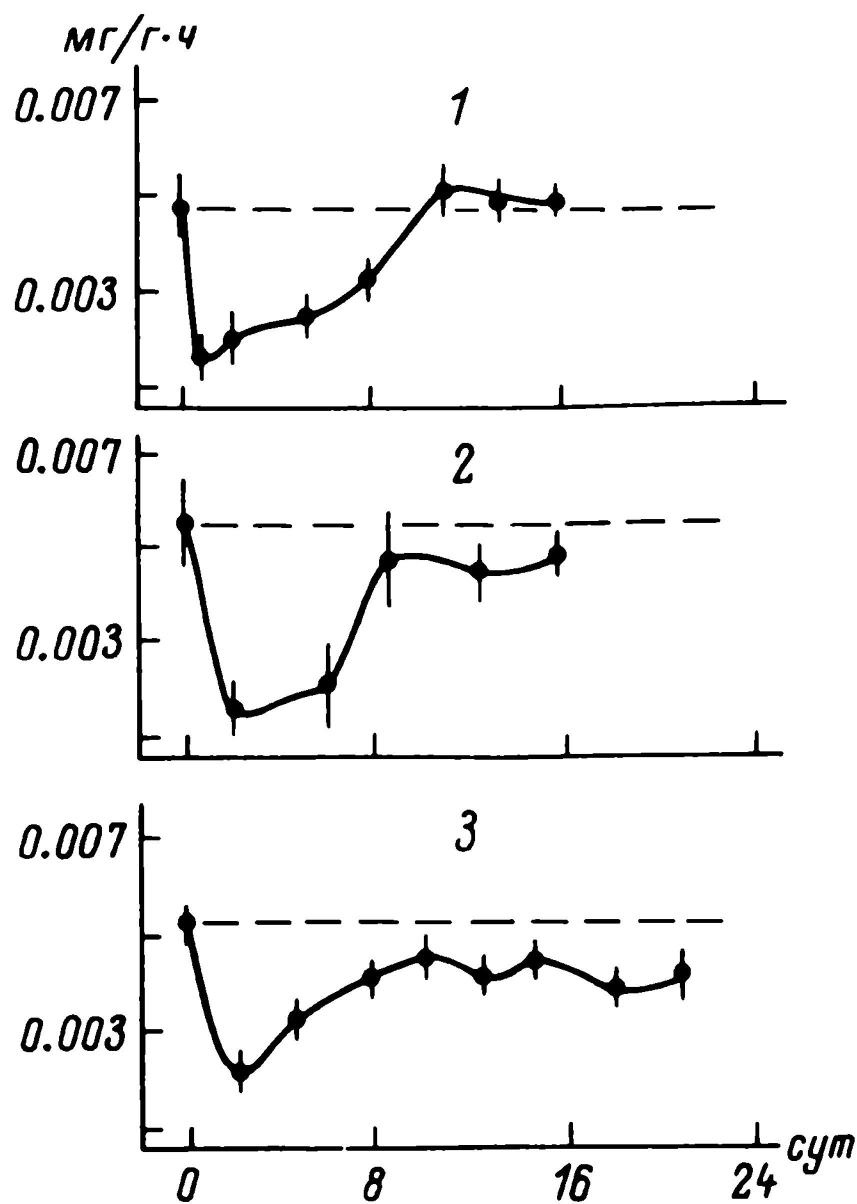


Рис. 23. Изменение скорости потребления кислорода *Littorina saxatilis* (*1*), *L. obtusata* (*2*) и *L. littorea* (*3*) в процессе акклимации к солености 14 ‰ (Бергер и др., 1970а).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, мг/г·ч. Остальные обозначения как на рис. 22.

При снижении солености с 25–26 до 14 ‰ и первоначального угнетения дыхания наблюдалась его активация спустя 1 (*L. saxatilis*)–6 сут (*L. obtusata*). При этом нормализация дыхания была полной только у более эвригалинных *L. saxatilis*. У литторин двух других видов скорость потребления кислорода оставалась ниже контрольного уровня даже через 16–22 сут после начала их акклимации к пониженной солености.

Степень угнетения дыхания при снижении солености среды, а также скорость его адаптивного восстановления в процессе акклимации зависят не только от экологических особенностей, но и от общего физиологического состояния исследованных организмов. Так, например, мидии, собранные в период размножения, гораздо хуже адаптировались к снижению солености. Это выражалось в большем угнетении дыхания и сниже-

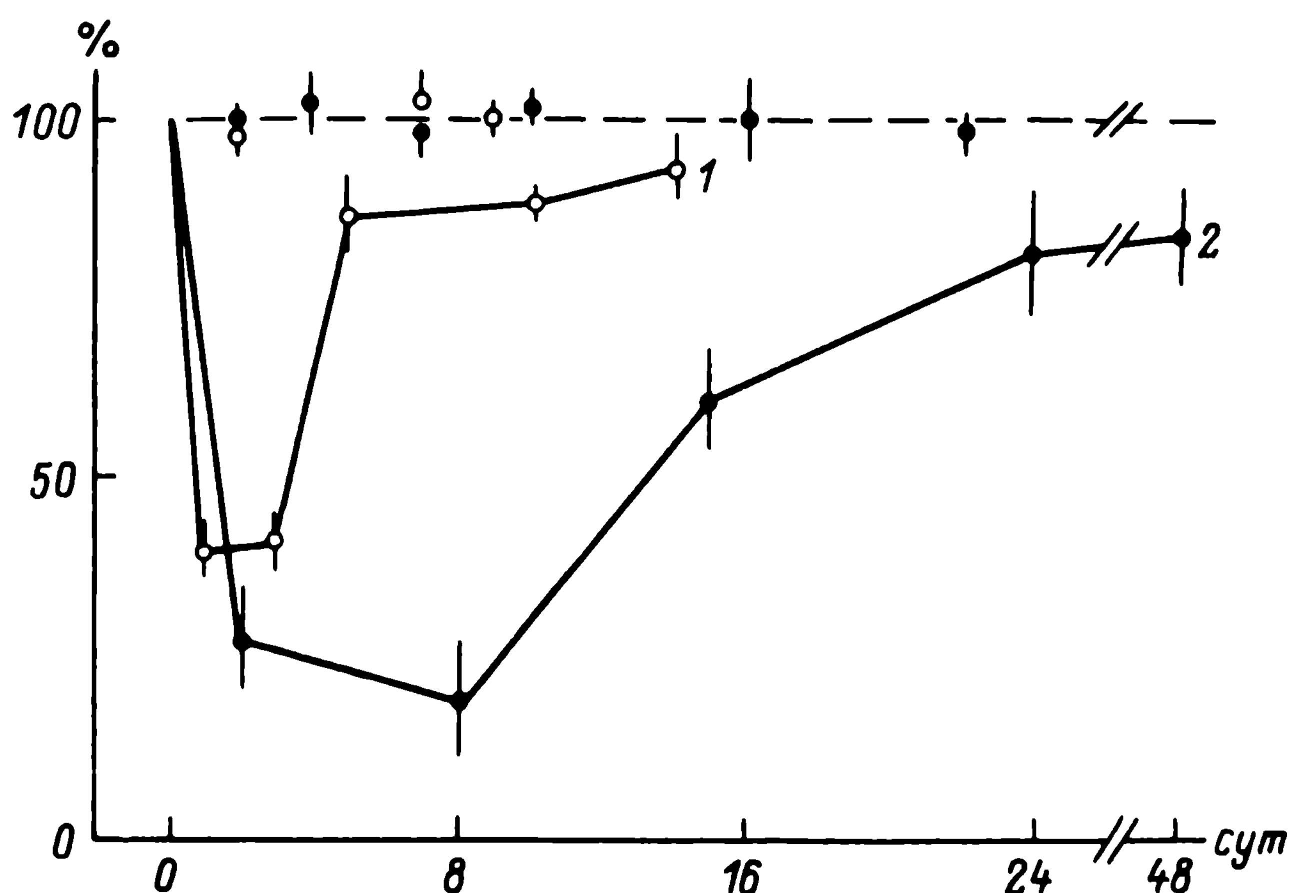


Рис. 24. Изменения скорости потребления кислорода мидиями *Mytilus edulis* в процессе акклимации к солености 10 ‰ (Бергер и др., 1970а, с изменениями).

1 – отнерестившиеся мидии; *2* – нерестящиеся мидии. Остальные обозначения как на рис. 22.

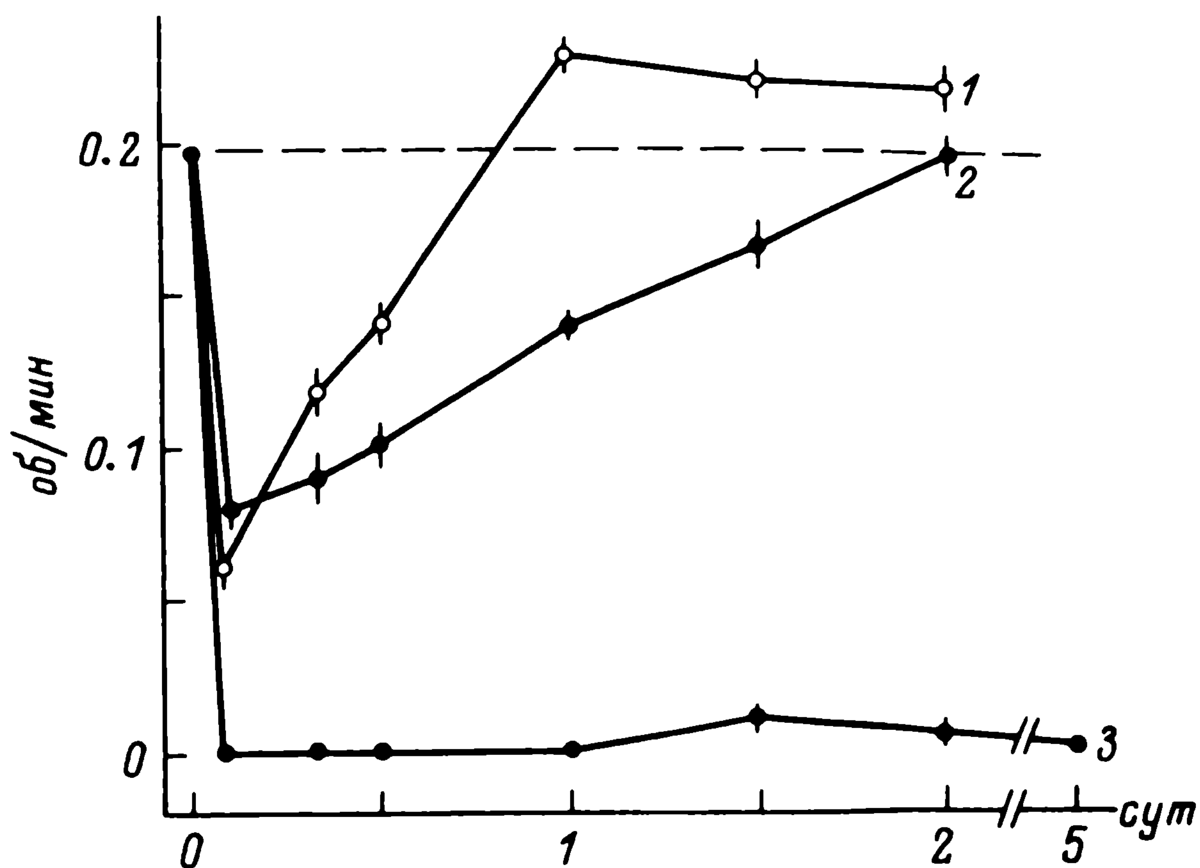


Рис. 25. Изменение скорости движения велигеров *Epheria vincta* при помещении в воду соленостью 40 ‰ (*1*), 15 ‰ (*2*) и 10 ‰ (*3*) (Бергер, 1980).

По оси ординат – скорость вращения, об/мин; *по оси абсцисс* – время, сут. *Прерывистая линия* – активность контрольных особей.

нии скорости компенсаторного восстановления обмена по сравнению с отнерестившимися моллюсками (рис. 24).

Способность моллюсков к восстановлению функциональной активности при длительном пребывании в воде различной солености прослеживается и по изменениям скорости движения. Двигательная активность велигеров беломорского моллюска *Epheria vincta*, тестированная по скорости вращения, быстро (через 24–48 ч) возвращается к норме при акклимации моллюсков к солености, меняющейся в довольно значительных пределах: от 15 до 40 ‰ (рис. 25). Лишь при большем опреснении морской воды (10 ‰) велигеры полностью утрачивали двигательную активность, которая не восстанавливалась спустя 5 сут, когда наблюдалась гибель всех подопытных животных.

Таким образом, все эти данные свидетельствуют о значительных адаптивных потенциях морских моллюсков, благодаря которым они могут компенсировать в процессе акклимации нарушения функциональной активности, вызванные осмотическим стрессом.

Способность к функциональной реактивации при длительном привыкании к изменениям солености, не превышающим пределы толерантно-

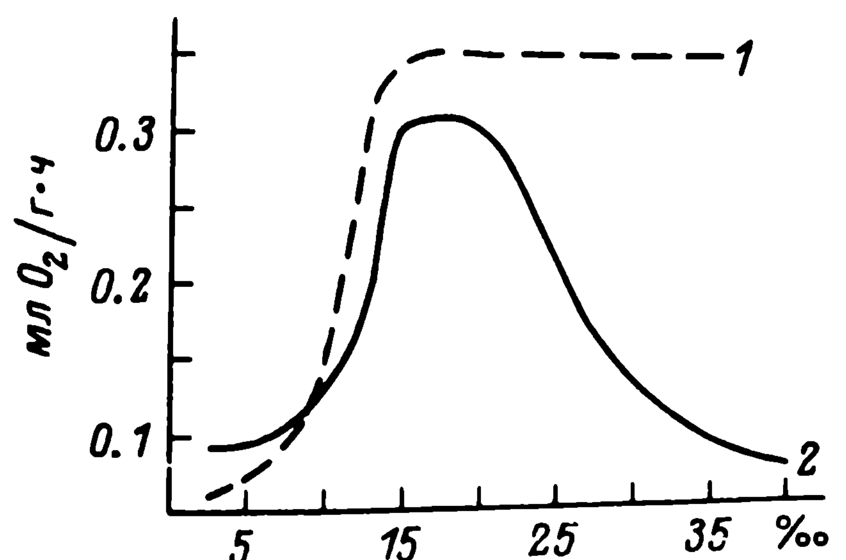


Рис. 26. Скорость потребления кислорода *Cardium edule* в воде различной солености (Карпевич, 1975).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, млO_2/г·ч; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – после акклимации к различной солености; *2* – при резкой смене солености.

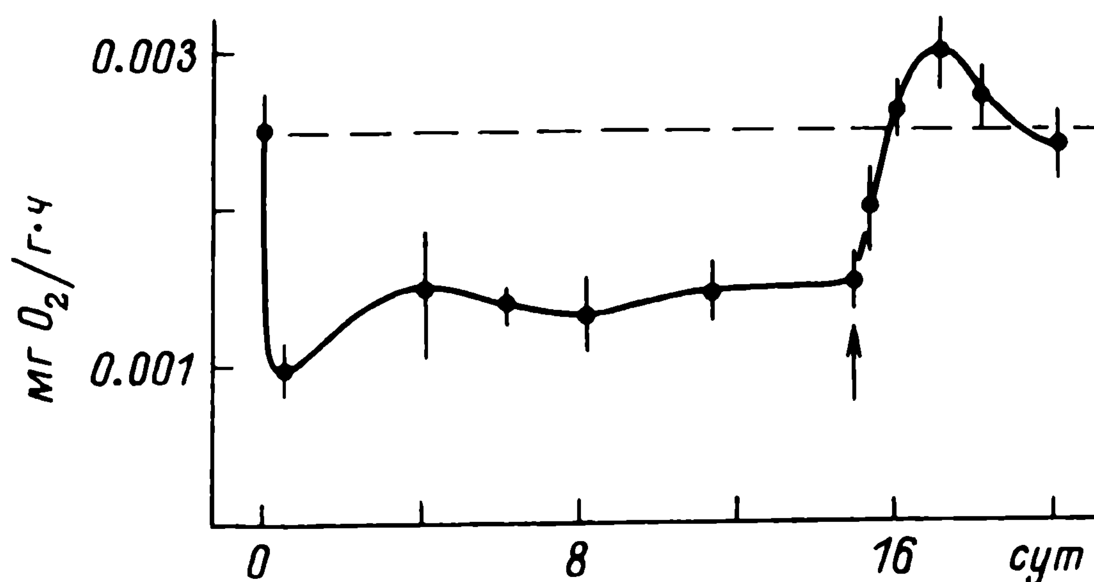


Рис. 27. Изменения скорости потребления кислорода в процессе акклимации беломорских *Mytilus edulis* к солености 10 ‰ и их последующей деакклимации (Бергер и др., 1970а).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, мгO_2/г·ч; *по оси абсцисс* – время, сут. *Прерывистая линия* – уровень дыхания контрольных особей; *стрелка* – возвращение акклимированных моллюсков в воду нормальной солености (25 ‰).

сти, обеспечивает моллюскам сохранение относительно стабильного уровня функциональной активности в более широком по сравнению с исходным диапазоне солености внешней среды (рис. 26). Это позволяет объяснить отмечавшиеся выше принципиально различные выводы ряда авторов о влиянии солености на интенсивность дыхания и двигательную активность, сделанные на основании результатов различных по продолжительности (острых и хронических) экспериментов.

Значительная адаптационная пластичность организмов проявляется, как отмечалось выше, в особенностях динамики процессов соленостной акклимации: первоначальном угнетении и последующем восстановлением функциональной активности. Постепенная нормализация дыхания при акклимации к пониженной солености была обнаружена впервые в экспериментах на полихете *Nereis diversicolor* (Beadle, 1931). Та же тенденция отмечалась впоследствии и другими авторами, в частности Рао (Rao, 1958, 1962), который полагает, что это явление свидетельствует о наличии метаболического гомеостаза неизвестной природы, компенсирующего осмотическое воздействие на организм. Однако, учитывая замечание Л. Н. Серавина (1972) о неправильности использования в подобных случаях термина „гомеостаз”, следует, по-видимому, предполагать существование у моллюсков и других пойкилоосмотических организмов способности к анастатической регуляции.

Как показали данные экспериментов, выполненных на *Mytilus edulis* из Белого моря, возвращение моллюсков в исходные соленостные условия (25 ‰) после завершения их акклимации к низкой солености (10 ‰) вызвало резкое увеличение скорости потребления кислорода (рис. 27). Подобная интенсификация дыхания моллюсков характерна для процессов деадаптации (Бергер, 1976а, 1979а). Она наблюдается при возвращении акклимированных животных в исходные условия после их первоначального пребывания как в воде пониженной, так и повышенной солености (рис. 28). По-видимому, адаптационные механизмы, восстанавливающие интенсивность дыхания до исходного или близкого

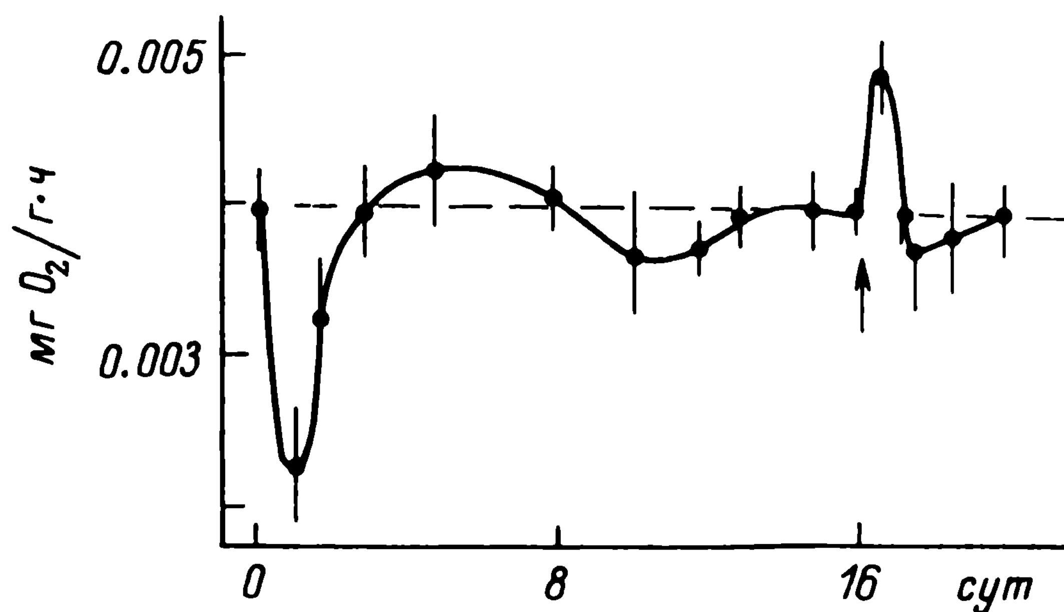


Рис. 28. Изменения скорости потребления кислорода в процессе акклимации беломорских *Littorina saxatilis* к солености 33 ‰ и их последующей деакклимации (Бергер и др., 1970а).

Обозначения как на рис. 27.

к нему уровня, имеет значительную инерционность и отключаются лишь спустя довольно значительное время (24–48 ч) после возвращения организма в условия исходной солености. Следует также отметить, что характерные особенности динамики деакклимационных преобразований интенсивности дыхания присущи и изменениям двигательной активности моллюсков, возвращенных после акклимации к различной солености в исходные условия. Так, например, скорость движения велигеров *Epheria vincta*, акклимированных в течение 48 ч к солености 40 и 15 ‰, резко возрастала через 1–3 ч после их возвращения в исходные соленостные условия (26 ‰) и нормализовалась спустя 10–12 ч после начала деакклимации (рис. 29).

Таким образом, изменения функциональной активности, происходящие в процессе акклимации моллюсков к различной солености и их последующей деакклимации, имеют вполне определенные закономерности. Они выражаются в фазности переходных процессов и характерном „перерегулировании", наблюдающемся на первых этапах процессов акклимации и деакклимации. Нелинейность соответствующих переходных процессов позволяет предполагать существование регуляторных систем, обеспечивающих стабилизацию уровня функциональ-

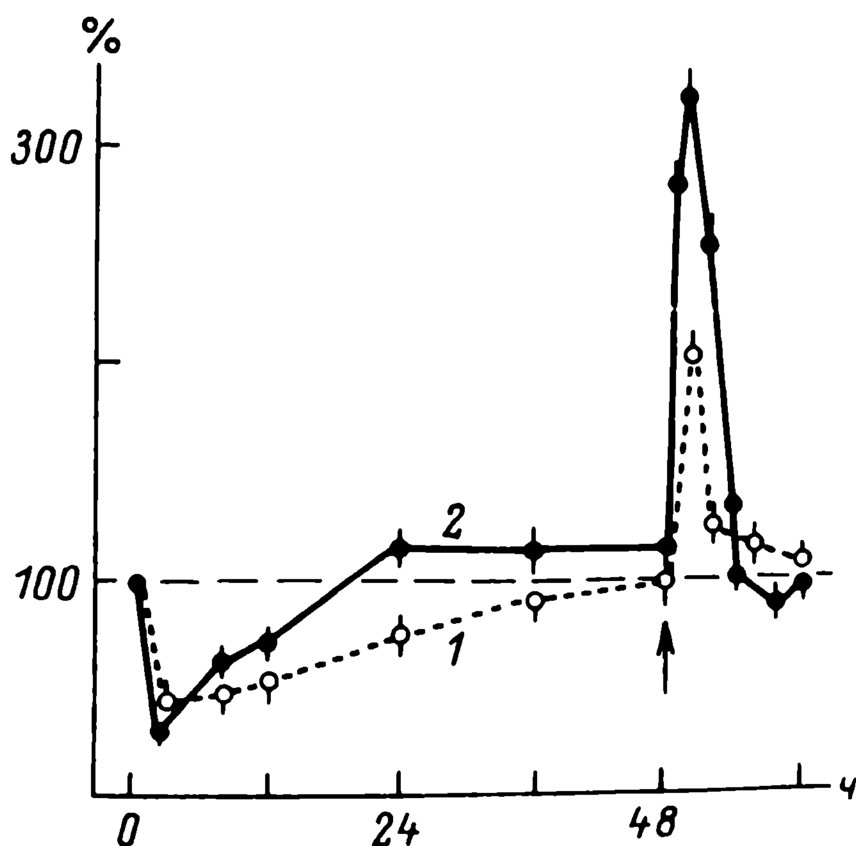


Рис. 29. Изменение скорости движения велигеров *Epheria vincta* в процессе акклимации к солености 40 ‰ (*1*) и 15 ‰ (*2*) и деакклимации (Бергер, 1980).

По оси ординат – скорость вращения, % от контроля; *по оси абсцисс* – время, ч. *Стрелка* – возвращение велигеров в исходные условия.

ной активности моллюсков в пределах диапазона их осмотической толерантности. При этом несомненно, что особенности водно-солевого обмена, происходящего на уровне организма и характеризующегося линейными переходными процессами, не могут быть использованы для объяснения динамики адаптации и деадаптации моллюсков. По-видимому, функциональная пластичность организменных реакций обусловлена деятельностью клеточных и (или) субклеточных механизмов адаптации моллюсков к меняющейся солености среды обитания.

4.2. Изменения устойчивости, пластического и энергетического обмена клеток

Е. М. Крепс, исследовавший адаптации усоногих раков к изменениям солености внешней среды, впервые предположил, что „...приспособление к условиям переменной солености пошло у этих животных не по пути создания постоянства условий внутри организма, а по пути более глубокого, интимного приспособления клеток организма к переменной концентрации солей" (Крепс, 1929, с. 4). Несколько позже аналогичное соображение было высказано в работе Шлипера (Schlieper, 1933), указавшего, что морская звезда *Asterias rubens*, не обладающая осморегуляторным аппаратом, может существовать в солоноватых водоемах вследствие своей способности переносить соответствующее понижение концентрации полостной жидкости. Наконец, Крог (Krogh, 1939, с. 8) заметил, что „...эвригалинные формы могут переживать широкие колебания (внешней солености, — *В. Б.*) вследствие их выносливости, если они пойкилоосмотичны...". Эти общие представления о роли клеточных адаптаций в эвригалинности пойкилоосмотических организмов были конкретизированы впоследствии в многочисленных исследованиях, развивавшихся в различных направлениях.

Шлипер, его соавторы и ученики выполнили серию работ, в которых исследовалась устойчивость к изменениям температуры, солености, содержанию кислорода и другим абиотическим факторам среды клеток различных морских беспозвоночных (Schlieper, Kowalski, 1956; Remane, Schlieper, 1958; Schlieper, 1960, 1964; Schlieper et al., 1960; Reschöft, 1961; Vernberg et al., 1963; Theede, 1965; Theede, Lassig, 1967; Schlieper, Theede, 1975, и др.). Экспериментами, основная масса которых выполнена на переживающей изолированной ткани жабр, было показано, что клетки морских моллюсков характеризуются достаточно высокой устойчивостью к изменениям солености, коррелирующей с условиями их обитания. При этом высокий уровень осмотической резистентности клеток, наблюдающийся у ряда исследованных видов, обеспечивает этим моллюскам возможности вселения в солоноватые водоемы и существования на литорали при значительных колебаниях солености. Кроме того, установлено, что устойчивость клеток к изменениям солености может меняться как вследствие акклимации в эксперименте, так и при акклиматизации моллюсков в водоемах с измененным соленостным режимом. Адаптивные сдвиги осмотической резистентности клеток происходят при этом

достаточно быстро. Однако для завершения этого процесса требуется весьма значительный срок, как правило, не менее 2–4 нед.

А. В. Жирмунский (1962), анализировавший реакцию мерцательного эпителия жабр мидий *Mytilus galloprovincialis* на изменение солености среды, пришел к выводу, что в адаптации к новой солености принимают участие клеточные механизмы. В его опытах при постепенном повышении солености наблюдалось увеличение устойчивости клеток моллюсков. Аналогичные выводы о ведущем значении клеточных механизмов приспособления были сделаны позднее в результате исследований влияния измененной солености на клетки *Teredo navalis* (Солдатова, 1970) и *Mytilus edulis* (Козлитина, 1971).

Детальное исследование влияния изменений солености показало, что в основе клеточной адаптации лежат процессы репарации, обеспечивающие нормализацию жизнедеятельности клеток в неблагоприятных условиях. В экспериментах А. В. Жирмунского (1962) было установлено, что при помещении кусочков жабр мидии в раствор с повышенной концентрацией солей в первое время наблюдается остановка биения ресничек мерцательного эпителия. Затем биение возобновляется и останавливается вновь, на этот раз окончательно, через некоторое время при дальнейшем пребывании жабр в растворе. Явление двойной потери функции клеток моллюсков при изменениях солености отмечено также у *Teredo navalis* (Солдатова, 1970) и у ряда других литоральных и эстуарных моллюсков (Ярославцева, Федосеева, 1978). Все эти авторы, вслед за А. В. Жирмунским, рассматривают восстановление функциональной активности клеток моллюсков после первичной остановки как проявление активного репарационного процесса, направленного на компенсацию осмотического воздействия.

Эти выводы согласуются с результатами ранее выполненных исследований зависимости времени переживания изолированных клеток от концентрации различных химических веществ, позволившими разделить все исследованные агенты на 2 группы (Насонов, 1949, 1959). К первой группе отнесены вещества, при повышении концентрации которых время переживания клеток сокращается постепенно, без каких-либо скачков. В другую группу включены соли и некоторые другие вещества, действие которых обозначается как пороговое. При постепенном повышении их концентрации до некоторого предела время переживания клеток почти не изменяется по сравнению с контролем, а по достижении определенной концентрации оно резко уменьшается. На логарифмическом графике такая зависимость выражается S-образной кривой, тогда как для первой группы веществ характерна степенная зависимость, имеющая вид прямой на графике с логарифмической шкалой. Детальный анализ показал (Ушаков, 1959), что отклонение от степенной зависимости в сторону повышения времени переживания клеток указывает на наличие компенсационных процессов, препятствующих действию раздражителя. Изменения солености и концентрации отдельных солей представляют тот тип внешнего воздействия, при котором реакция клетки характеризуется наибольшим развитием репарационных процессов. Подтверждением этому, кроме уже упоминавшихся данных (Жирмунский, 1962 и др.),

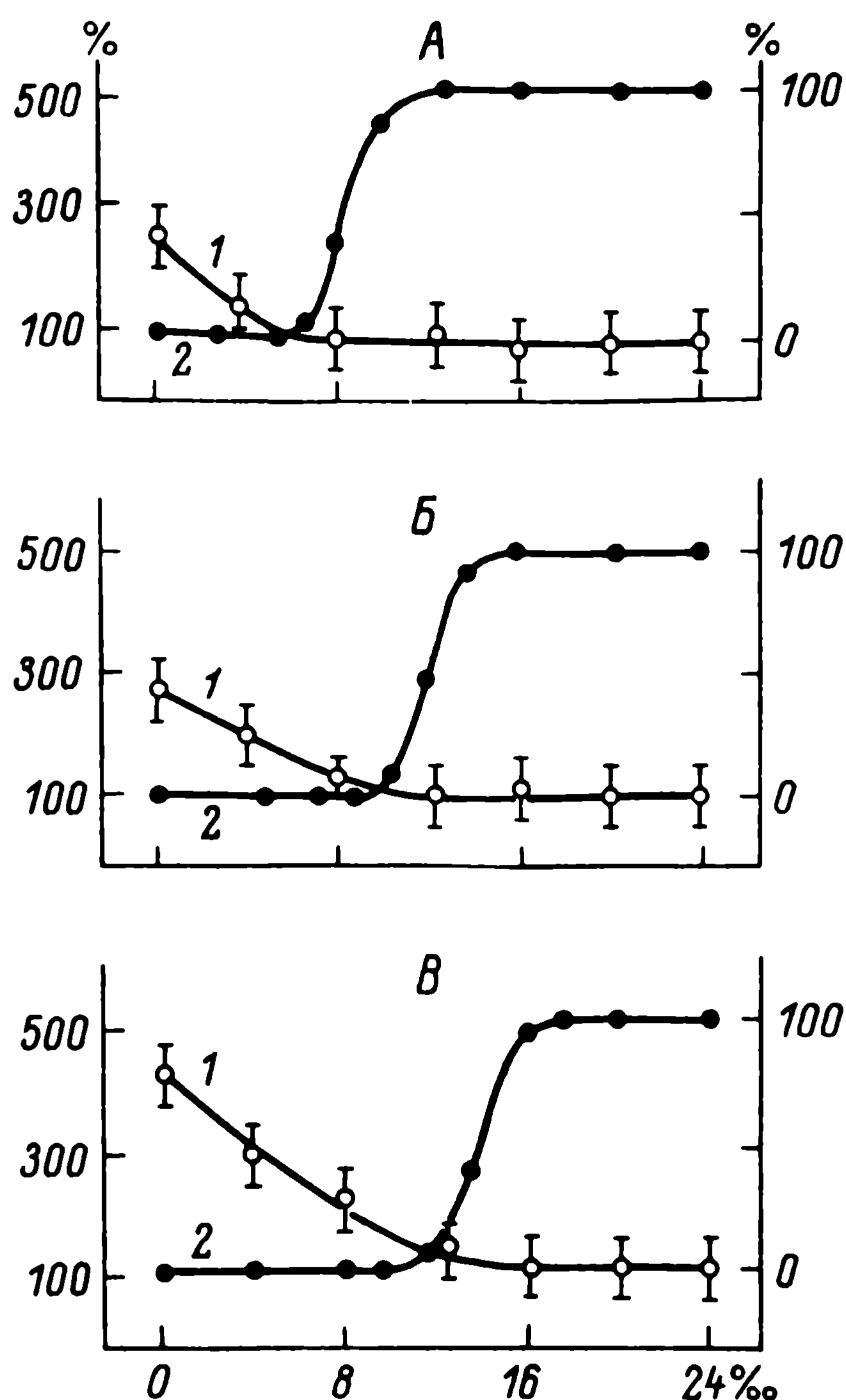


Рис. 30. Сорбция нейтрального красного мышцами ноги литторин (*1*) и изменения количества моллюсков (*2*), активных в воде различной солености (Бергер, 1976а).

По оси ординат: слева – сорбция нейтрального красного, % от контроля; *справа* – количество активных моллюсков, %; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *А* – *Littorina saxatilis; Б* – *L. obtusata; В* – *L. littorea.*

служат и результаты исследований действия среды с повышенным содержанием хлористого натрия на ретракторы *Phascolosoma margaritaceum* (Ильинская, Ушаков, 1952).

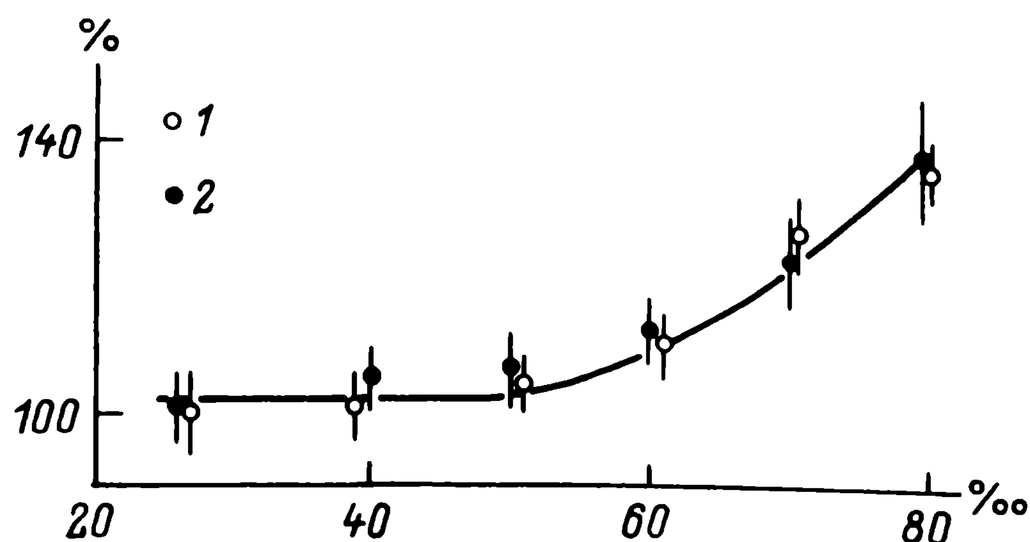
В связи с этим следует также напомнить, что существование репарационных явлений, увеличивающих время переживания клеток, а в ряде случаев и организмов, в зоне достаточно слабых летальных концентраций различных солей и морской воды, позволило Л. Н. Серавину (1962) выделить в пределах зоны резистентности „зону временной адаптации". Тем самым было подчеркнуто ведущее значение активных адаптационных механизмов, компенсирующих осмотическое воздействие среды на клетки. Вместе с тем природа этих адаптационных механизмов остается до настоящего времени весьма слабо изученной.

Д. Н. Насоновым и его сотрудниками было установлено, что одним из основных признаков повреждения клеток является увеличение сродства к витальным красителям (Насонов, Александров, 1940; Насонов, 1959). Исходя из этих представлений, А. А. Браун и М. Ф. Иванов (1933) разработали метод оценки клеточной альтерации, основанный на определении количества сорбированного красителя. В дальнейшем этот метод неоднократно использовался для оценки степени повреждения клеток при самых разных воздействиях (Граменицкий, 1963; Розенталь, Трошин, 1963; Розенталь, Суздальская, 1965, и др.), в том числе и при изменении солености среды обитания (Savvateev, 1952; Васильева и др., 1960; Закс, Соколова, 1965). Связывание витальных красителей белками используется также как чувствительный способ оценки конформационных изменений макромолекул (Левин, 1976).

Исследование количества нейтрального красного, сорбированного мышцами ноги беломорских литторин, помещавшихся после препарирования на 3 ч в воду различной солености, показало (рис. 30), что альтерация клеток этих моллюсков наблюдается только при весьма значительном снижении солености. У *Littorina littorea* достоверное увеличение

Рис. 31. Сорбция нейтрального красного мышцами ноги *Littorina littorea* (*1*) и *L. saxatilis* (*2*) в воде повышенной солености (Бергер, 1980).

Остальные обозначения как на рис. 30.



сорбции красителя отмечено при снижении солености начиная с 14–16 ‰, у *L. obtusata* – с 12 ‰, а у *L. saxatilis* – с 8 ‰. Следовательно, мышечные клетки *L. saxatilis* наиболее устойчивы к опреснению внешней среды, а клетки *L. littorea* наиболее чувствительны к этому фактору. Эти различия клеточной устойчивости хорошо согласуются с особенностями вертикального распределения и степенью эвригалинности исследованных видов. Сопоставление этих данных со сведениями об изменении количества моллюсков, активных в воде различной солености, показывает также, что альтерация клеток моллюсков, вызванная опреснением внешней среды, происходит при солености на 2–4 ‰ ниже пороговых концентраций морской воды, вызывающих срабатывание изолирующего рефлекса. Иными словами, моллюски герметизируют мантийную полость при несколько более высокой солености и тем самым предохраняют клетки от повреждения.

Повышение солености также оказывает альтерирующее воздействие на клетки моллюсков. Однако при этом достоверное увеличение количества нейтрального красного, сорбированного мышцами ноги моллюсков, наблюдалось (рис. 31) только при солености выше 60 ‰, т. е. после ее увеличения в 2–2.5 раза по сравнению с нормой. В то же время аналогичное изменение сорбционных свойств клеток исследованных моллюсков в разбавленной морской воде было отмечено (рис. 30) при гораздо меньшем снижении солености. В связи с этим следует также подчеркнуть, что солености порядка 60–80 ‰, повреждающие мышечные клетки исследованных нами литторин, вызывали полную инактивацию мерцательного эпителия различных двустворчатых моллюсков (Жирмунский, 1962; Солдатова, 1970). Эти же величины соответствуют пределу распространения моллюсков в гипергалинных водоемах.

В. Ф. Васильева и соавторы (1960), проведя эксперименты на литоральных моллюсках *Mya arenaria* из Белого моря, обнаружили увеличение сорбции нейтрального красного клетками этих животных при минимальном снижении солености. В связи с этим они (см. также Гинецинский, 1963) сделали вывод о том, что клетки *M. arenaria* имеют низкую осмотическую устойчивость. В противоположность этому клетки полихеты *Arenicola marina* повреждались только при сильном опреснении внешней среды, тогда как при менее значительном снижении солености сорбция нейтрального красного не увеличивалась и сохранялась на уровне нормы. На основании этих данных указанные авторы выделяют два типа приспособлений пойкилоосмотических организмов к изменениям

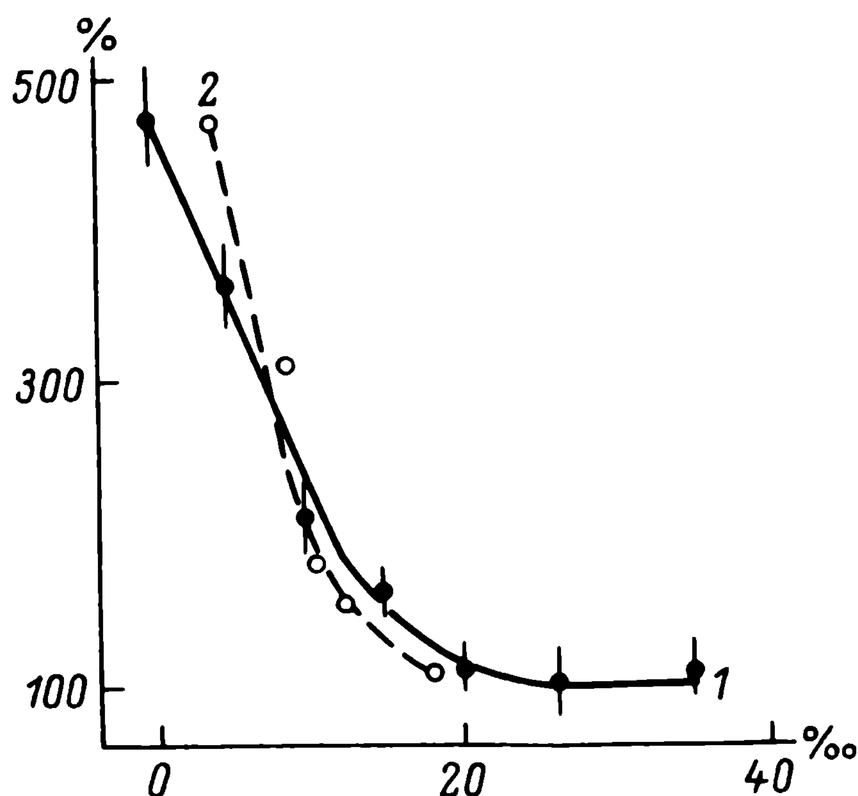


Рис. 32. Сорбция нейтрального красного мышцами аддуктора (*1* – Бергер, 1980) и жабрами (*2* – пересчитано по данным Васильевой и др., 1960) беломорского моллюска *Mya arenaria* в воде различной солености.

Остальные обозначения как на рис. 30.

солености среды и отрицают существование клеточных механизмов адаптации у морских моллюсков. Однако такой вывод представляется нам недостаточно обоснованным по той причине, что в опытах на *M. arenaria*, выполненных этими авторами, было исследовано влияние изменений солености в пределах слишком узкого соленостного диапазона (от 0 до 18–19 ‰). Проведенные нами эксперименты (рис. 32) показали, что мышечные клетки *M. arenaria* не повреждались при изменениях солености от 20 до 35 ‰. При более низкой солености наблюдалась значительная альтерация клеток, усиливавшаяся по мере снижения солености. Следует отметить при этом хорошее совпадение наших данных с результатами экспериментов, полученными В. Ф. Васильевой и др. (1960) на жабрах *M. arenaria*, подвергавшихся действию ограниченных изменений солености.

Таким образом, можно считать установленным отсутствие принципиальных отличий в реакции на снижение солености между клетками моллюсков и изученных этими авторами полихет *Arenicola marina*. В связи с этим следует также добавить, что заключение об отсутствии у моллюсков клеточных механизмов адаптации к меняющейся солености (Васильева и др., 1960) противоречит результатам огромного количества экспериментов, часть из которых была охарактеризована в начале этого раздела. Кроме того, для такого вывода нужно было проанализировать изменения клеточной

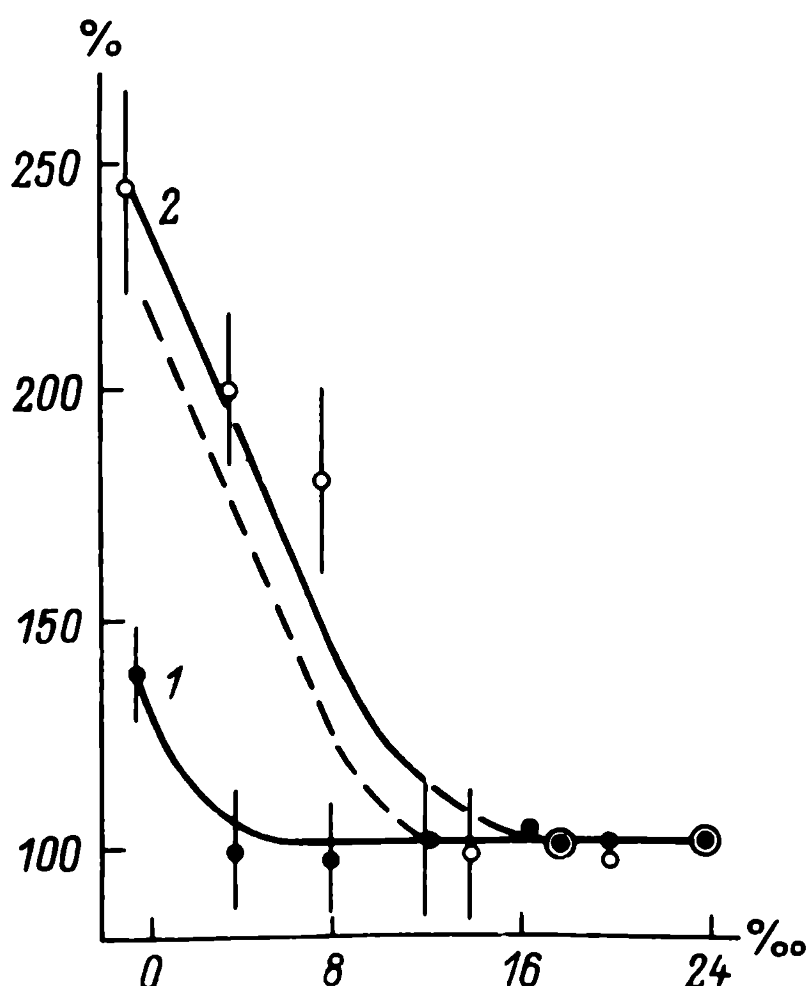


Рис. 33. Изменение сорбции нейтрального красного мышцами ноги *Littorina obtusata* после акклимации моллюсков в течение 10 сут к воде соленостью 14 ‰ (*1*) и 35 ‰ (*2*) (Бергер, 1976а).

Прерывистая линия – соответствующая кривая для контрольных моллюсков. Остальные обозначения как на рис. 30.

устойчивости не только в острых опытах, как это имело место в их работе, но и в процессе длительной адаптации моллюсков к разбавленной морской воде.

Как показали результаты соответствующих экспериментов, акклимация *Littorina obtusata* в течение 10 сут к солености 14 и 35 ‰ вызывает значительные изменения устойчивости мышечных клеток к солености среды (рис. 33). Так, после акклимации моллюсков к низкой солености альтерация их клеток при опреснении среды наблюдалась только при снижении солености до 4–6 ‰, тогда как при акклимации к 35 ‰ аналогичные изменения приходились на соленость порядка 16 ‰. Таким образом, изменения устойчивости клеток были адекватны изменениям внешней солености.

Аналогично этому изменения устойчивости клеток моллюсков, вызванные их акклимацией к отличной от нормы солености среды, обнаружены и по времени переживания мышц в воде экстремально низкой (4 ‰) солености (рис. 34). Устойчивость мышц *L. obtusata* к опреснению внешней среды значительно увеличивалась уже в первое время (1–3 сут) после начала акклимации. Стабильный уровень устойчивости клеток достигался к 8-му дню и устанавливался после некоторого вторичного уменьшения времени переживания мышц в воде соленостью 4 ‰. Тестирование изменений теплоустойчивости мышц *L. obtusata* показало, что при акклимации моллюсков к низкой солености (14 ‰) неспецифическая устойчивость их клеток претерпевает обратные изменения. В отличие от устойчивости мышечных клеток к низкой солености их теплоустойчивость резко снижалась в процессе акклимации моллюсков к разбавленной морской воде. Зеркальное подобие соответствующих

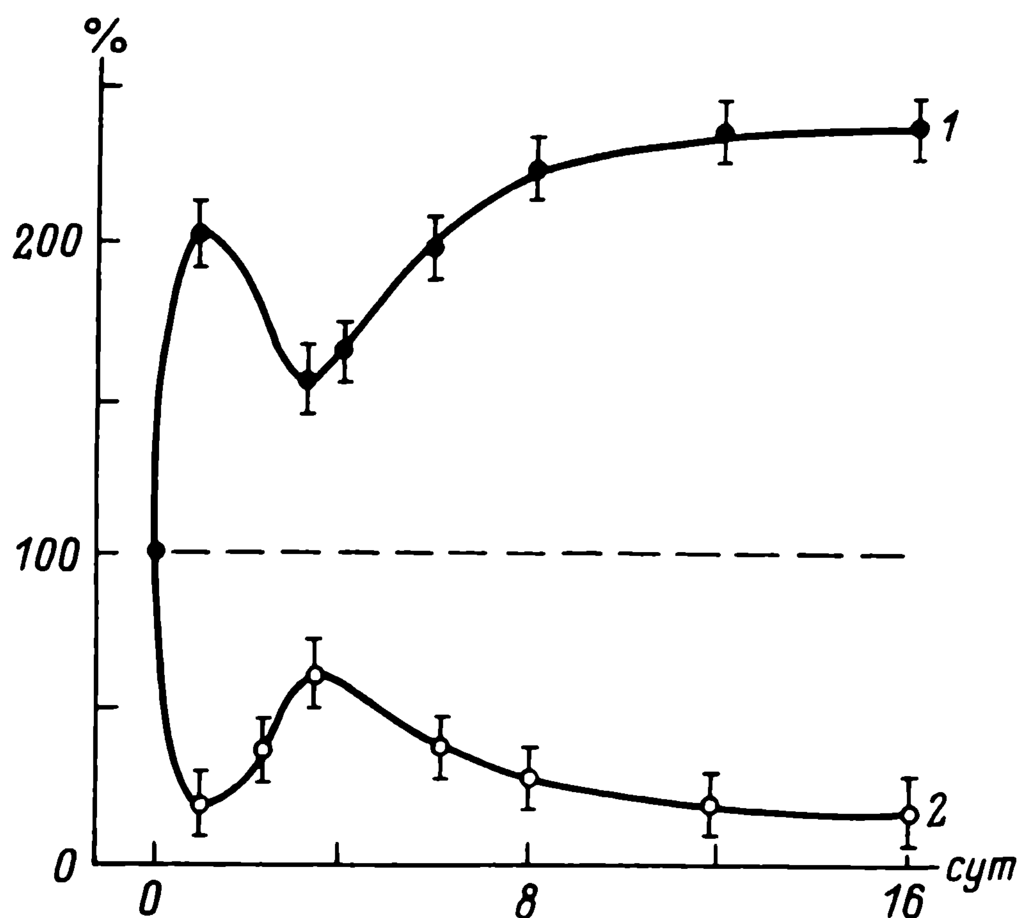


Рис. 34. Изменение устойчивости мышечных клеток *Littorina obtusata* к солености 4 ‰ (*1*) и температуре 40 °С (*2*) в процессе акклимации моллюсков к солености 14 ‰ (Бергер, 1976а, с изменениями).

По оси ординат – время переживания мышц, % от контроля (обозначен прерывистой линией); *по оси абсцисс* – продолжительность опыта, сут.

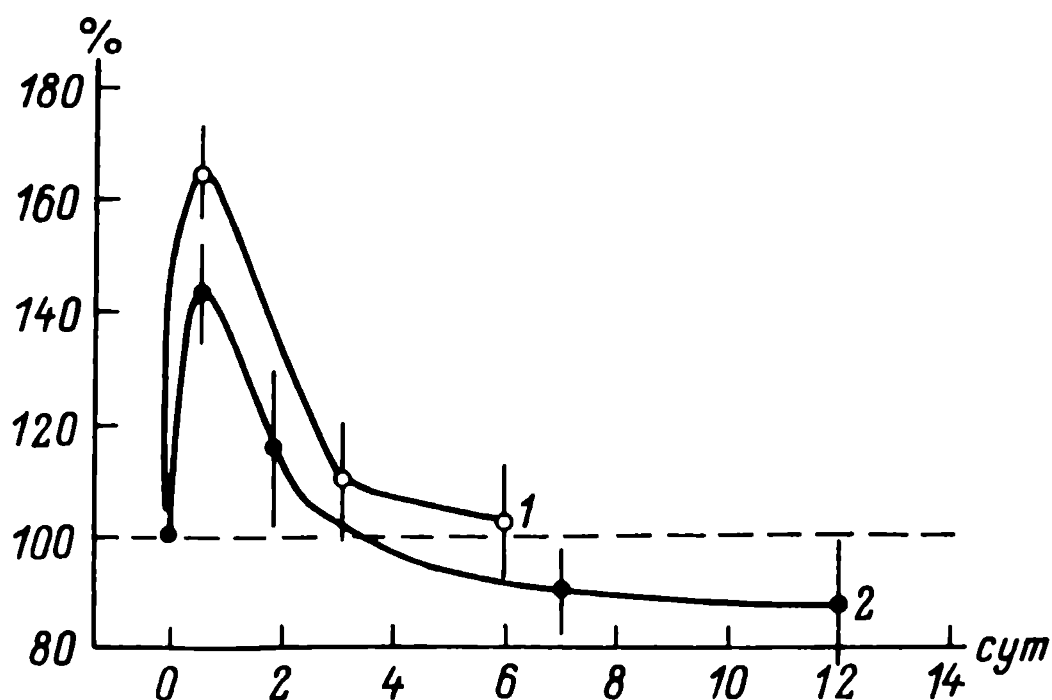


Рис. 35. Изменения сорбции нейтрального красного мышцами ноги *Littorina littorea* (*1*) и *L. obtusata* (*2*) в процессе акклимации моллюсков к воде соленостью 14 ‰ (Бергер, Харазова, 1971).

По оси ординат – количество сорбированного красителя, % от контроля *(прерывистая линия)*; *по оси абсцисс* – время, сут.

кривых (рис. 34) позволяет предполагать взаимосвязь механизмов, регулирующих изменения специфической и неспецифической устойчивости клеток моллюсков при их адаптации к солености, отличной от нормы. Сопряженное с увеличением устойчивости к низкой солености снижение неспецифической сопротивляемости клеток является довольно обычным явлением, характеризующим процесс акклимации различных пойкилоосмотических организмов к изменениям солености внешней среды. Так, например, уменьшение теплоустойчивости клеток различных животных при снижении солености среды отмечалось рядом авторов (Schlieper, Kowalski, 1956; Дрегольская, 1961; Reschöft, 1961; Жирмунский, 1962; Ивлева, 1962, и др.).

Фазность изменений клеточной устойчивости в процессе акклимации моллюсков к пониженной солености обнаружена и при изучении динамики субстанционных перестроек, тестированных по количеству сорбированного нейтрального красного. Через 12 ч после помещения беломорских моллюсков *L. littorea* и *L. obtusata* в воду пониженной солености наблюдалось резкое увеличение сродства их мышечных клеток к нейтральному красному (рис. 35). Количество сорбированного красителя увеличивалось к этому периоду опыта до 175 (*L. littorea*) и 142% (*L. obtusata*) по сравнению с контролем. Затем уровень сорбции нейтрального красного значительно понижался и приближался к норме через 2–3 сут после смены солености. Эти изменения свидетельствуют о том, что альтерация клеток, наблюдающаяся в первое время после смены солености, сменяется затем репарацией клеточного повреждения. Можно предполагать, что эти изменения, характеризующие начальные фазы неспецифической реакции клеток на внешнее воздействие (Насонов, Александров, 1940; Насонов, 1959; Браун и др., 1966), обусловлены ренатурацией молекул белка и восстановлением исходного или близкого к нему конформационного состояния на фоне сохраняющихся изменений солености внешней среды.

Таким образом, имеющиеся данные показывают, что одним из основных приспособлений эвригалинных морских моллюсков к изменениям солености среды является высокая осмотическая устойчивость клеток, уровень которой коррелирует с экологической ситуацией. Моллюски способны к изменению клеточной резистентности при длительном нарушении осмотических условий. Адаптивное повышение устойчивости клеток к опреснению внешней среды носит специфический характер и сопровождается обратимыми конформационными перестройками при репарации клеточного повреждения.

Как уже отмечалось выше, механизмы, лежащие в основе компенсационных процессов и обеспечивающие адаптацию клеток к различным внешним воздействиям, все еще слабо изучены. По мнению ряда авторов (Ушаков, 1959, 1965; Александров, 1965, 1975; Браун и др., 1966; и др.), большую роль в компенсации теплового повреждения клетки могут играть не только обратимые конформационные изменения белковых молекул, но и активация синтеза белка. Однако экспериментальные подтверждения этой гипотезы немногочисленны. Имеются указания на активацию включения меченых аминокислот при действии нагрева в белки мышечной ткани (Jankowsky, 1960; Схоль, 1962, 1963; Rao, 1964; Das, Prosser, 1967) и печени (Mews, 1957; Haschemeyer, 1968) различных животных. Обнаружены изменения содержания РНК и белка в нервных и глиальных клетках, происходящие при различных внешних воздействиях (Брумберг, Певзнер, 1972). Изменения интенсивности синтеза белка отмечены при действии гипотонии на нейроны изолированного предсердия лягушки (Ермакович, 1971). Показано наличие обратимых изменений синтетической деятельности клеток разных тканей лягушек при асфиксии (Харазова, 1971а, 1971б, 1974). Выявлена связь электрической активности нервной клетки с синтезом в ней РНК (Вепринцев, 1977). Несмотря на наличие всех этих данных, вопрос об изменении синтетической деятельности клеток при обратимом повреждении и особенно о ее роли в компенсаторных реакциях, развивающихся в клетках и обусловливающих ее активное сопротивление действующему агенту, во многом остается открытым.

В связи с этим на различных беспозвоночных (моллюсках и личинках сцифомедуз) была выполнена серия работ (Бергер, Харазова, 1971, 1977; Харазова, 1974; Харазова, Бергер, 1974, 1977; Гурина, 1975; Луканин, 1976; Харазова, Ростова, 1976) по изучению методом авторадиографии изменений синтетической деятельности клетки, вызванных сменой солености внешней среды.

У моллюсков *L. littorea*, собранных в Белом море при солености 25–26 ‰, в первое время после снижения солености с 25 до 14 ‰ интенсивность включения ^{35}S-метионина резко падала (рис. 36). Наиболее наглядно угнетение синтеза белка было выражено в мантийном эпителии. Минимальное снижение интенсивности включения ^{35}S-метионина обнаружено в клетках кишечного эпителия литторин. Затем по мере дальнейшего пребывания моллюсков в воде пониженной солености интенсивность синтеза белка увеличивалась, достигая исходного или близкого к нему уровня. При этом в отдельных тканях, например в кишечном

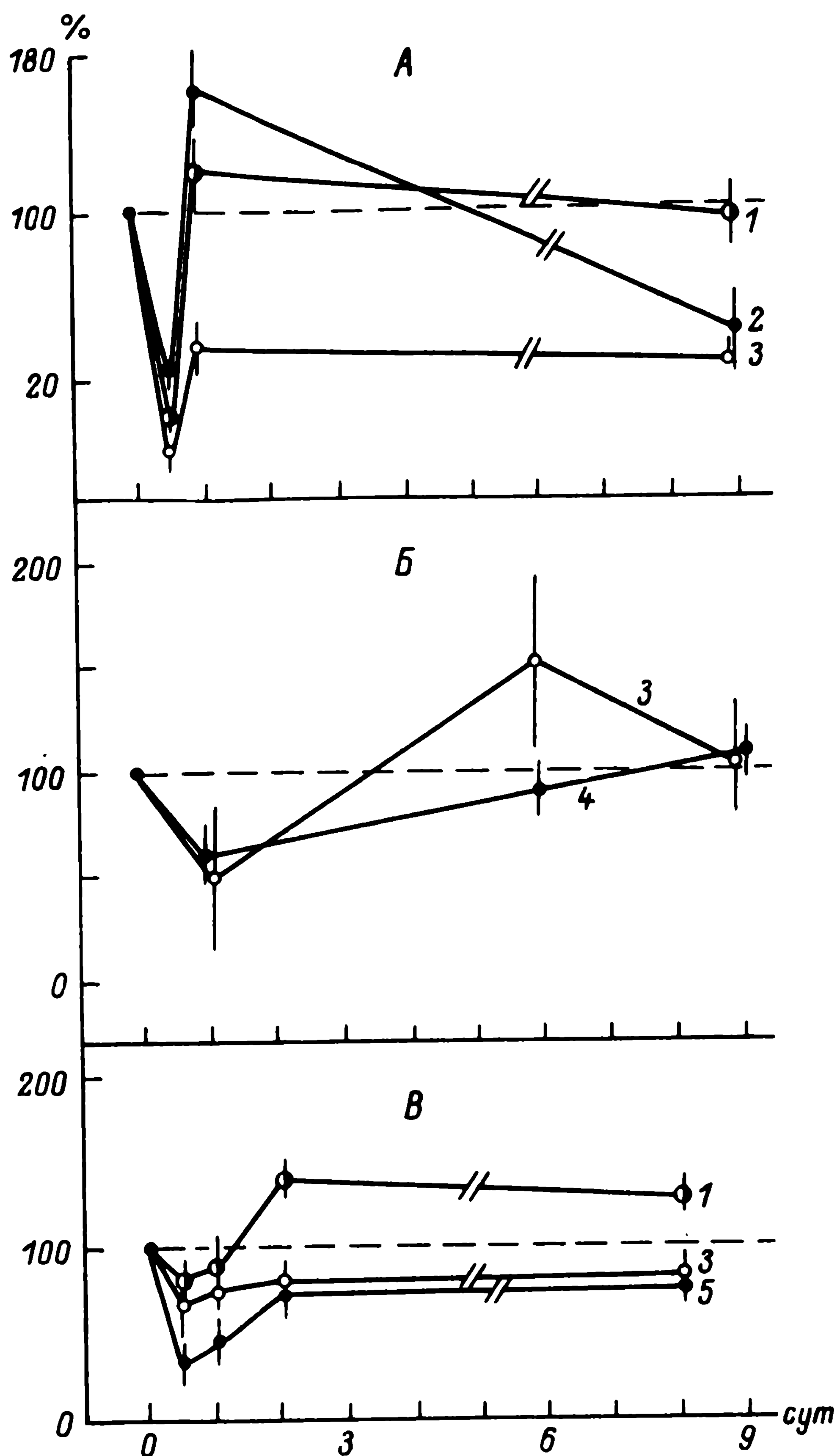


Рис. 36. Интенсивность включения ^{35}S-метионина (*А*), ^{3}H-глицина (*Б*) и ^{3}H-уридина (*В*) в клетки ктенидия (*1*), кишечника (*2*), мантии (*3*), мышц ноги (*4*) и железистого эпителия (*5*) *Littorina littorea* при акклимации моллюсков к солености 14 ‰ (Бергер, Харазова, 1971; Харазова, Бергер, 1974).

По оси ординат – интенсивность включения меченых предшественников, % от контроля *(прерывистая линия)*; *по оси абсцисс* – время, сут.

эпителии, было обнаружено резкое превышение нормальной интенсивности включения ^{35}S-метионина, наблюдавшееся через 28 ч после помещения моллюсков в разбавленную воду. Сходные изменения интенсивности синтеза белка при акклимации моллюсков к низкой солености отмечены и при изучении включения ^{3}H-глицина (рис. 36).

Таким образом, понижение солености среды приводило к подавлению синтеза белка сразу после начала опыта и его последующему восстановлению. При этом на фоне общего характера наблюдающихся изменений синтетической активности клеток были отмечены специфические особенности реакции разных тканей, наиболее ярко выраженные в период восстановления белкового синтеза.

Сходные изменения интенсивности синтеза белка в клетках при изменении солености обнаружены и у беломорских голожаберников *Coryphella rufibranchialis* (Харазова, Ростова, 1976). Помещение моллюсков в воду соленостью 13 ‰ уже через 2 ч вызывало резкое уменьшение интенсивности включения ^{35}S-метионина в белки различных клеток. У более эвригалинных *Mytilus edulis* уменьшение скорости синтеза белка в начальный период смены солености происходило только в ответ на значительные отклонения солености от нормы и только в клетках отдельных тканей (Гурина, 1975). Меньшие изменения концентрации морской воды не вызывали угнетения синтеза белка. Специфика реагирования отдельных тканей проявлялась не только на начальных этапах воздействия изменений солености, но обнаруживалась и спустя длительное время после начала соленостной акклимации. При этом интенсивность синтеза белка в клетках ряда тканей значительно превышала контрольный уровень, даже спустя 20 сут после начала опыта, тогда как при тех же соленостных условиях синтетическая активность клеток других тканей успевала полностью нормализоваться.

Суммируя эти данные, можно сделать общий вывод об обратимых изменениях активности синтеза белка в клетках, происходящих при акклимации моллюсков в пределах весьма широкого диапазона соленостной толерантности.

Аналогичные исследования выполнены и в отношении синтеза РНК в клетках моллюсков, интенсивность которого тестировалась по включению ^{3}H-уридина (Харазова, Бергер, 1974). Через 12 ч после помещения моллюсков в воду пониженной солености в клетках (ктенидиальном, мантийном, железистом эпителиях) наблюдалось статистически достоверное снижение интенсивности включения ^{3}H-уридина (рис. 36). Наиболее сильно угнетался синтез РНК в железистом эпителии, а слабее всего – в ктенидиальном эпителии. Дальнейшее пребывание моллюсков в разбавленной морской воде сопровождалось активацией синтеза РНК. При этом интенсификация синтетических процессов была выражена в исследованных тканях в различной степени. В ктенидиальном эпителии синтез РНК стимулировался таким образом, что включение меченого предшественника значительно превышало контрольный уровень уже через 48 ч пребывания моллюсков при пониженной солености. В мантийном и железистом эпителиях активация синтеза РНК была выражена слабее. К 48 ч пребывания животных при солености 14 ‰ включение ^{3}H-уридина не превышало 75 % от контрольного уровня в мантийном эпителии и 68 % – в железистом. По мере дальнейшей акклимации моллюсков к пониженной солености в этих двух тканях не наблюдалось полного восстановления синтетической активности. Через 8 сут после начала опыта интенсивность включения меченого

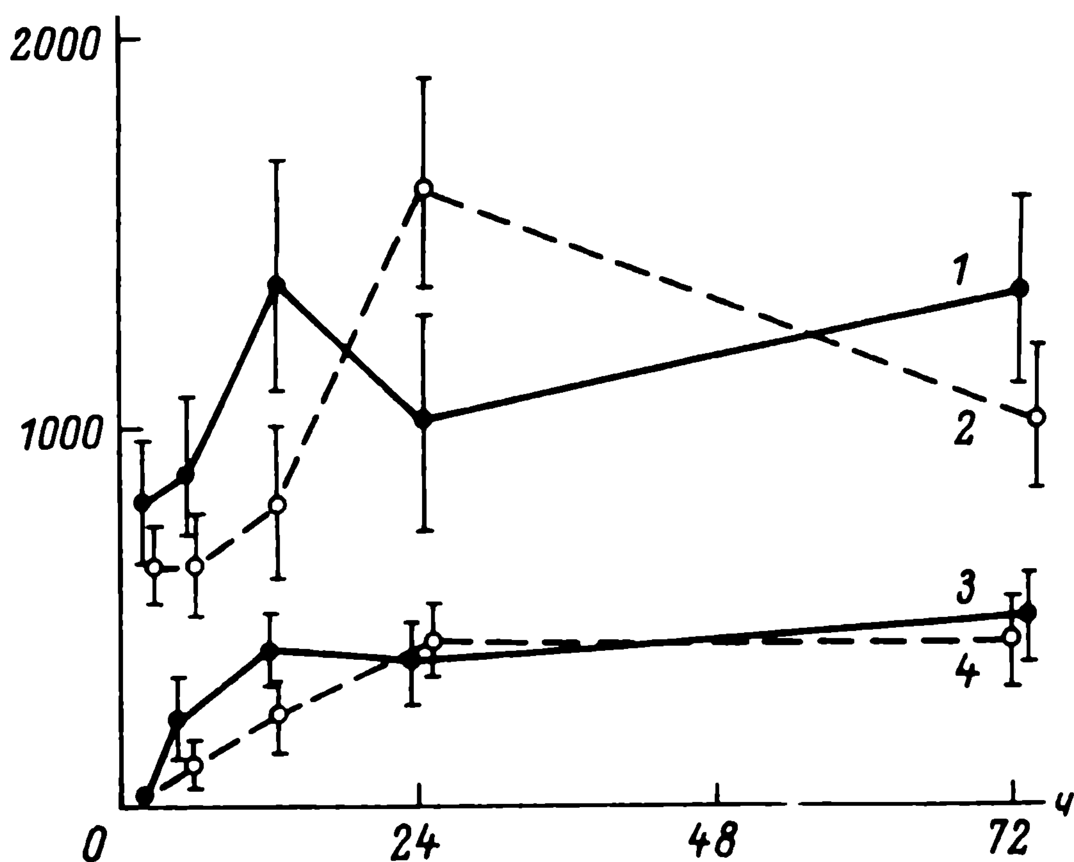


Рис. 37. Включение ^{3}H-уридина в ядра (*1, 2*) и цитоплазму (*3, 4*) клеток ктенидиального эпителия *Littorina littorea* при нормальной (*1, 3*) и при пониженной (14 ‰ – *2, 4*) солености (Бергер, Харазова, 1977).

По оси ординат – количество зерен серебра; *по оси абсцисс* – время после инъекции ^{3}H-уридина, ч.

предшественника составляла 82% от контрольного уровня в мантийном эпителии и 56% – в железистом.

Таким образом, на фоне некоторой специфики реагирования разных тканей выявляется и общность ответной реакции, выражающаяся в способности клеток восстанавливать исходный или близкий к нему уровень активности синтеза РНК в процессе приспособления к пониженной солености среды.

Эксперименты, выполненные на других моллюсках: голожабернике *C. rufibranchialis* (Харазова, Ростова, 1976) и мидии *Mytilus edulis* (Гурина, 1975), дали сходные результаты, свидетельствующие об обратимых изменениях интенсивности синтеза РНК в клетках моллюсков, подвергавшихся действию не только пониженной, но и повышенной солености (Гурина, 1975). В связи с этим следует также отметить, что угнетение и последующая нормализация скорости синтеза РНК наблюдались не только в эпителиальных тканях, как это было показано выше на примере *Littorina littorea*, но и в нервных клетках голожаберника *C. rufibranchialis*, что свидетельствует о сходных чертах реакции разных типов клеток на изменения солености среды.

Изменения солености среды оказывают влияние не только на уровень „валового" синтеза РНК и белка в клетках моллюсков. Их воздействие удается проследить и на отдельных этапах синтетической деятельности клеток, в частности при переходе РНК из ядер в цитоплазму. Через 2 ч после введения ^{3}H-уридина беломорским моллюскам *L. littorea* в клетках ктенидиального эпителия контрольных животных (25 ‰) наблюдается только ядерная локализация меченой РНК (рис. 37). В цитоплазме клеток появление меченой РНК отмечается на более поздних сроках (6 ч). В дальнейшем интенсивность включения ^{3}H-уридина увеличи-

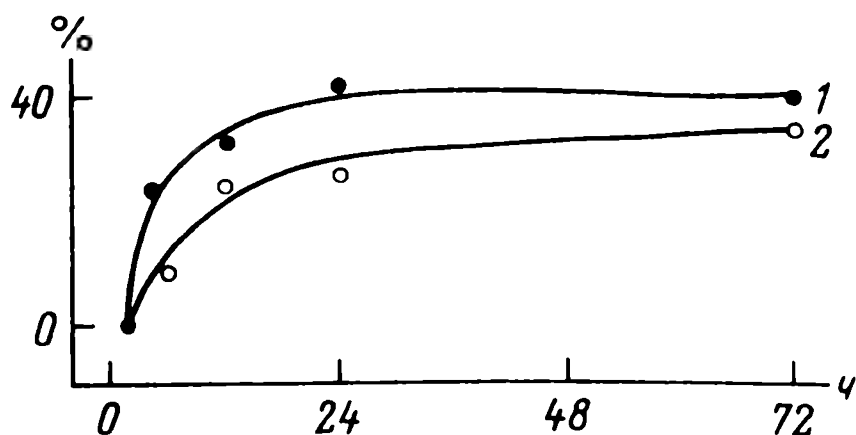


Рис. 38. Изменение количества меченой цитоплазматической РНК в клетках ктенидиального эпителия *Littorina littorea* в контроле (*1*) и опыте (*2*) (Бергер, Харазова, 1977).

По оси ординат – количество меченой цитоплазматической РНК, % от ядерной РНК; *по оси абсцисс* – время, ч.

вается. Максимальное количество меченой РНК в ядре и цитоплазме исследованных клеток наблюдается только через 12 ч после начала опыта. При этом во всех случаях содержание меченой РНК в ядре оказывается выше, чем в цитоплазме.

На ранних сроках после помещения моллюсков в воду пониженной солености (14 ‰) включение ^3H-уридина в клетки ктенидиального эпителия происходило с меньшей интенсивностью, чем у контрольных животных. В дальнейшем по мере акклимации моллюсков к пониженной солености количество меченой РНК в ядрах и цитоплазме клеток возрастало. При этом на всех стадиях опыта, так же как и в контроле, интенсивность метки в ядрах остается более высокой, чем в цитоплазме.

Максимальное содержание меченой РНК в клетках ктенидиального эпителия подопытных моллюсков отмечено на более поздних сроках, чем в контроле: через 24 ч после начала опыта. Соответственно и последующее уменьшение количества меченой РНК в ядрах клеток моллюсков, содержавшихся при пониженной солености, происходит на 12 ч позже, чем у контрольных животных. Как следует из данных об изменении соотношения меченой РНК в ядрах и цитоплазме клеток ктенидиального эпителия контрольных и подопытных животных (рис. 38), накопление меченой РНК в цитоплазме происходит достаточно интенсивно и в контроле, и в опыте. В результате этого в конце опыта (72 ч) количество меченой РНК в цитоплазме достигает 42 (контроль) и 37% (опыт) от соответствующего количества ядерной РНК. Однако при пониженной солености этот процесс происходит значительно медленнее, чем при нормальной солености среды. Так, например, через 24 ч после начала опыта доля меченой цитоплазматической РНК в исследованных клетках контрольных и подопытных животных составляла соответственно 43 и 25%.

Исходя из этих данных, можно сделать заключение, что первоначальная реакция клеток на понижение солености заключается не только в угнетении „валового" синтеза РНК на ранних сроках воздействия этого фактора, но и в общем торможении метаболизма РНК в ядрах и цитоплазме. Эти изменения метаболизма РНК в исследованных клетках моллюсков связаны как с замедлением процесса накопления меченой РНК в ядрах, так и со снижением скорости перехода РНК из ядер в цитоплазму.

Таким образом, изменения солености среды вызывают в клетках моллюсков существенные нарушения пластического обмена, наиболее

выраженные на первых сроках воздействия и проявляющиеся в угнетении синтеза РНК и белка и в торможении перехода РНК из ядра в цитоплазму клеток. При этом у более эвригалинных моллюсков угнетение синтеза РНК и белка наблюдается лишь при гораздо больших отклонениях солености от нормы (Гурина, 1975), чем у видов, хуже переносящих изменения солености (Бергер, Харазова, 1971; Харазова, Бергер 1974; Харазова, 1976; Харазова, Ростова, 1976). При дальнейшем воздействии среды с измененной соленостью в большинстве случаев синтетическая деятельность клеток активизируется, метаболизм РНК и белка возвращается к норме.

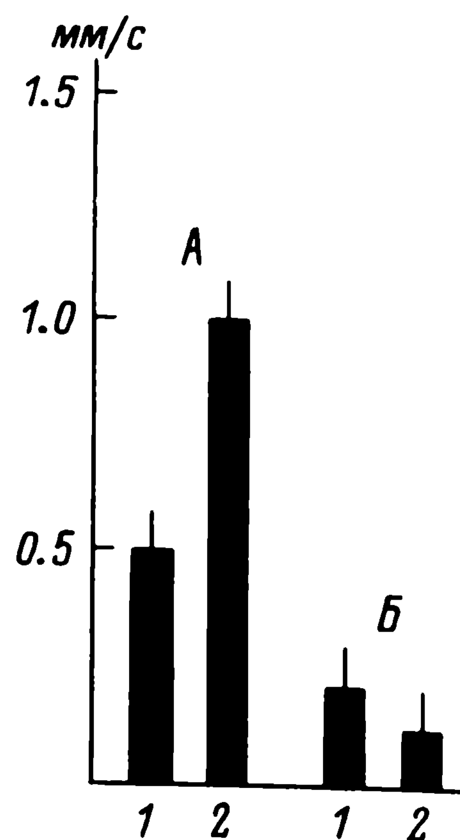
Способность к нормализации пластического обмена клеток моллюсков при изменении солености в пределах довольно значительного диапазона соленостной толерантности является, по-видимому, свойством не только морских моллюсков, но и других пойкилоосмотических организмов: сцифоидных медуз (Луканин, 1976) и полихет (Львова, 1981). Это позволяет сделать вывод о том, что свойственная моллюскам и, по-видимому, другим беспозвоночным адаптационная пластичность синтетических процессов является одним из основных механизмов эвригалинности осмоконформеров. Можно предполагать, что вместе с обратимыми конформационными изменениями преобразования синтетических процессов обеспечивают моллюскам репарацию клеточного повреждения и те качественные перестройки метаболизма, которые, как будет показано ниже, происходят в клетках при смене солености среды.

Авторадиографические исследования, о результатах которых говорилось выше, имеют наряду с определенными преимуществами ряд существенных недостатков. Суть их сводится прежде всего к тому, что включение меченых предшественников синтеза РНК и белка модифицируется в зависимости от величины внутриклеточного пула того или иного предшественника и проницаемости клеточных мембран, которые в свою очередь могут меняться в зависимости от солености среды. В результате тестированные показатели могут не отражать истинный уровень синтеза макромолекул в клетке. В последнее время выполнены эксперименты по определению скорости синтеза белка в клетках моллюсков с помощью биохимических методов анализа, лишенных этих недостатков и позволяющих регистрировать уровень синтетической активности клеток. Полученные данные (Харазова и др., 1981, 1983) в целом подтвердили правильность выводов, сделанных на основании авторадиографических исследований.

Доказательством роли пластического обмена клеток в адаптации моллюсков к меняющейся солености могут служить и результаты экспериментов, проведенных на моллюсках и других беспозвоночных и их клетках, обработанных ингибиторами и активаторами синтеза РНК и белка (Бергер и др., 1970б; Бергер, 1971а, 1976а, 1977б; Бергер, Луканин, 1972; Луканин, Хлебович, 1979). В этих экспериментах были использованы актиномицин D, оливомицин, циклогексимид, хлорамфеникол, пуромицин и декстромицетин. Выбранные ингибиторы различаются по характеру действия на биосинтетическую активность клетки (Ашмарин, Ключарев, 1975). Актиномицин D и оливомицин действуют

Рис. 39. Скорость движения велигеров *Epheria vincta* при солености 16 ‰ без обработки (*А*) и после обработки (*Б*) актиномицином D (Бергер и др., 1970б).

По оси ординат – скорость движения, мм/с. *1* – контрольные личинки (25–26 ‰); *2* – личинки, акклимированные к солености 16 ‰.



преимущественно генотропно и подавляют процессы транскрипции. Пуромицин и циклогексамид ингибируют процессы трансляции. Хлорамфеникол в отличие от других использовавшихся ингибиторов в значительной степени угнетает митохондриальный синтез белка. Изомер хлорамфеникола декстромицетин, обычно не влияющий на синтез белка в митохондриях (Иванов, 1974), использован для проверки специфичности действия хлорамфеникола. Опыты выполнены как на целых организмах (личинках *Epheria vincta* и гидробиях *Hydrobia ulvae*), так на изолированных препаратах жабр мидии *Mytilus edulis*.

Эксперименты на велигерах *E. vincta*, не подвергавшихся действию ингибиторов, показали (рис. 39), что уже после суточной акклимации к пониженной солености (16 ‰) толерантность личинок к опреснению среды резко увеличивается. Их активность при солености 16 ‰ возрастала в 2 раза по сравнению с неакклимированными организмами. Двенадцатичасовая обработка перед началом акклимации раствором актиномицина D (40 мкг/мл) вызывала полное подавление способности личинок к адаптивному восстанавливанию активности в воде пониженной солености.

После акклимации к разбавленной морской воде толерантность *H. ulvae* к распреснению внешней среды увеличивается. Акклимация гидробий в течение суток к солености 14 ‰ приводила к тому, что время, затрачиваемое моллюсками на открывание раковины в воде соленостью 10 ‰, уменьшалось в три раза по сравнению с контролем: с 64 ± 4 до 21 ± 3 с (Бергер. 1971в). После обработки этих моллюсков ингибиторами синтеза РНК и белка (актиномицин D, оливомицин) их способность к адаптивному увеличению осмотической толерантности в результате акклимации к изменениям солености оказалась полностью или частично подавленной в зависимости от концентрации ингибитора, температурных условий опыта и продолжительности обработки моллюсков этими веществами (Бергер, 1971в). При этом неспецифического угнетения функциональной активности гидробий не наблюдалось: моллюски, содержащиеся в воде нормальной солености, имели одинаковую активность независимо от того, обрабатывались они антибиотиком или нет. На основе этих данных можно заключить, что обработка агентами, подавляющими синтез РНК и белка, делает невозможной акклимацию моллюсков к пониженной солености.

Таблица 7

Устойчивость клеток мерцательного эпителия жабр к низкой солености и этиловому спирту при действии ингибиторов синтеза белка (Бергер, 1976д)

Условия опыта	Концентрация веществ, мкг/мл	Соленость, ‰	Переживание, мин ($M \pm m$)	
			при солености 2 ‰	в 14%-ном растворе спирта
Контроль I	0	25.2	21±3	125±7
Контроль II	0	14.0	>1440	105±8
Антиномицин D	100	14.0	19±2	132±18
	10	14.0	486±31	122±18
	1	14.0	>1440	–
Оливомицин	100	14.0	18±2	100±5
	10	14.0	636±26	107±5
	1	14.0	>1440	105±6
Пуромицин	100	14.0	28±4	87±5
	10	14.0	1260±58	101±4
	1	14.0	>1440	103±4
Циклогексамид	100	14.0	392±47	117±8
	10	14.0	515±39	109±8
	1	14.0	–	109±7
Хлорамфеникол	1000	14.0	45±3	31±4
	100	14.0	>1440	45±4
	10	14.0	>1440	89±6
	1	14.0	>1440	–

Подтверждают этот вывод результаты экспериментов, выполненных на изолированных препаратах жабр другого беломорского моллюска – *M. edulis* (Бергер, 1976д). Изолированные кусочки жабр мидий помещались на 12 ч в воду нормальной солености (25.2 ‰) и в растворы с различным содержанием (от 1 до 1000 мкг/мл) актиномицина D, пуромицина, оливомицина, циклогексимида и хлорамфеникола, приготовленные на воде контрольной солености. После этого кусочки жабр переносили на 24 ч в разбавленную морскую воду (14 ‰), содержавшую ингибиторы в тех же концентрациях или свободную от них (контроль II), или оставляли в воде нормальной солености (контроль I). Через 36 ч после начала опыта тестировали среднее время переживания клеток мерцательного эпителия жабр, помещенных в воду низкой солености (2 ‰) или 14%-ный раствор этилового спирта, концентрация которого была выбрана в результате предварительных экспериментов. Из-за различий времени переживания клеток разных участков мерцательного эпителия жабр критерием их гибели служило полное прекращение биения ресничек всех эпителиальных клеток. Результаты экспериментов показали (табл. 7), что вследствие предварительной акклимации изолированных препаратов к воде пониженной солености резко увеличивается специфическая устойчивость клеток мерцательного эпителия. Они переживают при солености 2 ‰ более 24 ч, тогда как в контроле I гибель наступает через 21 мин.

Эти данные свидетельствуют о том, что фенотипическая соленостная адаптация обеспечивается (по крайней мере частично) функционированием клеточных и субклеточных механизмов, сохраняющих свою активность при изоляции клеток.

Спиртоустойчивость клеток при акклимации препаратов жабр к разбавленной морской воде не изменялась достоверно по сравнению с контролем I, что свидетельствует об отсутствии значительной клеточной альтерации и общего неспецифического понижения устойчивости.

После обработки препаратов жабр ингибиторами синтеза белка угнеталась способность клеток к адаптивному увеличению специфической устойчивости. Наиболее эффективными в этом отношении были актиномицин D и оливомицин в концентрациях от 100 до 10 мкг/мл. Меньшие дозы ингибиторов не влияли на адаптивное увеличение устойчивости клеток к низкой солености. Пуромицин и циклогексимид действовали не столь эффективно и блокировали изменения специфической устойчивости только в максимальных концентрациях. Вместе с тем все эти ингибиторы не оказывали на клетки моллюсков общего угнетающего воздействия, что выражалось в отсутствии достоверных изменений спиртоустойчивости.

Хлорамфеникол угнетал адаптивные изменения устойчивости к низкой солености только в максимальных концентрациях (1000 мкг/мл). При меньших дозах ингибитора не происходило подавления процессов соленостной акклимации. Однако спиртоустойчивость клеток была значительно понижена в результате их обработки раствором хлорамфеникола в концентрациях от 1000 до 100 мкг/мл.

Как уже отмечалось выше, использованные ингибиторы отличаются по характеру действия на биосинтетические процессы. Исходя из особенностей их действия, можно сделать вывод о том, что подавление синтеза белка на различных этапах вызывает одинаковый эффект: угнетение способности клеток к изменениям специфической устойчивости в процессе фенотипической соленостной адаптации. Это согласуется с приведенными выше результатами экспериментов, выполненных на интактных моллюсках. Очевидно, что нормальная синтетическая деятельность клеток является необходимым условием фенотипических преобразований, происходящих при соленостной адаптации.

В отличие от остальных использованных ингибиторов хлорамфеникол в высоких концентрациях (1000 мкг/мл) оказывал токсическое действие, что выражалось в общем угнетении клеточной устойчивости. Снижение спиртоустойчивости и неизменность резистентности клеток к опреснению, наблюдавшиеся при использовании субтоксических доз ингибитора, могут быть, с одной стороны, связаны с особенностями действия хлорамфеникола, а с другой – отражать различия механизмов специфической и неспецифической устойчивости клеток. Учитывая, что хлорамфеникол в отличие от других использовавшихся ингибиторов в значительной степени угнетает митохондриальный синтез белка, можно предполагать, во-первых, что адаптивные изменения устойчивости клеток к низкой солености, происходящие при соленостной акклимации, не зависят или зависят слабо от синтеза белка в митохондриях. Во-вторых,

что общая неспецифическая резистентность клеток в значительной степени определяется митохондриальными метаболическими процессами. Последнее предположение согласуется с точкой зрения Ф. З. Меерсона (1973), считающего биогенез митохондрий одним из основных механизмов адаптации, обеспечивающим устранение дефицита макроэргических соединений и обусловливающим неспецифическую приспособляемость живых систем к различным факторам среды.

Выводы, сделанные на основании результатов наших экспериментов на интактных моллюсках и их изолированных клетках, имеют, по-видимому, более общее значение и могут быть распространены и на другие организмы и их клетки. Подтверждением этому служат данные аналогичных экспериментов, выполненных на личинках сцифомедуз *Aurelia aurita* (Бергер и др., 1970б; Бергер, Луканин, 1972; Луканин, Хлебович, 1979). Эти данные показали, что обработка планул *A. aurita* перечисленными выше ингибиторами также подавляет их способность к фенотипической адаптации при изменении солености среды.

При интерпретации полученных данных следует, очевидно, иметь в виду возможность подавления способности исследуемых объектов к адаптации в результате неспецифического влияния использованных антибиотиков на общую функциональную активность клеток. Для того чтобы свести к минимуму этот „побочный" эффект нами использовались наиболее низкие рабочие концентрации различных ингибиторов. Как отмечалось выше, они не оказывали общего угнетающего воздействия ни на активность ресничного аппарата мидий, ни на скорость движения велигеров *Epheria vincta* и активность *Hydrobia ulvae*. Отметим также, что скорость движения планул сцифоидной медузы *Aurelia aurita* оставалась практически неизменной, независимо от того, были ли они обработаны актиномицином D или нет (Бергер. и др., 1970б). Кроме того, на этих личинках выполнены дополнительные опыты для проверки предположения о неспецифическом угнетающем действии использованных ингибиторов синтеза белка (Бергер, Луканин, 1972). Если это предположение справедливо, то действие ингибитора должно быть одинаковым, независимо от того, были ли планулы обработаны ингибитором до или после их акклимации к пониженной солености. Результаты опытов показали, что планулы, обработанные раствором антибиотика после 24-часовой акклимации к солености 14 ‰, не утратили способности к адаптации и отличались повышенной устойчивостью к опреснению. Их спиртоустойчивость, как и в контрольной серии опытов, была гораздо ниже, чем при солености 24–26 ‰. Таким образом, актиномицин D в использовавшихся концентрациях, очевидно, не обладал общим неспецифическим угнетающим действием, и подавление адаптивной способности личинок *A. aurita* не может быть объяснено его угнетающим действие на функциональную активность организма.

Аналогичная проверка была произведена и в отношении действия пуромицина и оливомицина на изменения устойчивости к низкой солености клеток жабр *Mytilus edulis* (Бергер, 1980). Оказалось, что после акклимации жаберных препаратов в течение суток к солености 14 ‰ эти ингибиторы в концентрации 100 мкг/мл не угнетали адаптивного увеличения

устойчивости клеток. Через 12 часов после обработки пуромицином и оливомицином время переживания жаберных препаратов при солености 2 ‰ в обоих случаях превышало 1440 мин, т. е. не отличалось от соответствующих контрольных величин (табл. 7).

Лишь в опытах с хлорамфениколом при весьма значительных концентрациях (1000 мкг/мл) действие этого антибиотика может, по-видимому, рассматриваться как результат общего угнетения функциональной активности клеток мидий (Бергер, 1976д) и планул *A. aurita* (Луканин, Хлебович, 1979). При меньших дозах действие этого агента можно связать с его влиянием на митохондриальный синтез белка. Последнее подтверждается данными экспериментов с применением декстромицетина, который, как отмечалось выше, не ингибирует синтез белка (Иванов, 1974). Обработка планул *A. aurita* декстромицетином в концентрации 50 мкг/мл не оказывала воздействия ни на их метаморфоз, ни на способность к соленостной акклимации, тогда как хлорамфеникол в указанных концентрациях был активен (Луканин, Хлебович, 1979). Аналогично этому в наших экспериментах (Бергер, 1980) декстромицетин в концентрации 100 мкг/мл не вызывал изменений спиртоустойчивости клеток мерцательного эпителия жабр мидий. После обработки декстромицетином время переживания акклимировавшихся к солености 14 ‰ изолированных препаратов жабр составляло в 14%-ном растворе этилового спирта 100±7 мин, что не отличается достоверно от контрольного уровня (табл. 7). Следовательно, обнаруженное ранее подавление хлорамфениколом изменений спиртоустойчивости клеток мидий при их акклимации к низкой солености может рассматриваться как следствие специфического действия этого ингибитора,т. е. иными словами как результат его воздействия на синтез белка.

Таким образом, данные ингибиторного анализа подтверждают сделанное ранее заключение о том, что способность моллюсков и, по-видимому, других пойкилоосмотических организмов к фенотипической соленостной адаптации обусловлена способностью их клеток к адаптивным изменениям синтеза РНК и белка. Вероятно, что акклимация к меняющейся солености связана не только и не столько с количественными изменениями синтеза РНК и белка, сколько с их качественными преобразованиями за счет синтеза de novo. Свидетельством этого служат приведенные выше данные о том, что ингибиторы синтеза РНК и белка не оказывают влияние на процессы адаптации клеток, предварительно (до обработки ингибитором) акклимированных к смене солености среды.

Гипотеза о том, что перестройка синтетических процессов является одним из важнейших звеньев механизма соленостной адаптации, позволяет также ожидать, что вещества, активирующие синтез белка, будут стимулировать и процессы фенотипической соленостной адаптации. В качестве таких агентов используются, как правило, производные бензимидазола (например, дибазол), витамин B_{12}, оротовая кислота и другие физиологически активные соединения, повышающие неспецифическую устойчивость клеток (Розин, 1967, 1971; Андреева, 1971, и др.). В наших экспериментах (Бергер, 1976д) изучалось влияние дибазола и витамина B_{12} на изменения устойчивости изолированных препаратов жабр

Таблица 8

Устойчивость клеток мерцательного эпителия жабр *Mytilus edulis* к низкой солености и этиловому спирту при действии активаторов синтеза белка (Бергер, 1976д)

Условия опыта	Концентрация веществ, мкг/мл	Соленость, ‰	Переживание, мин ($M \pm m$)	
			при солености 2 ‰	в 14%-ном спирте
Контроль I	0	25.2	21±3	125±7
Контроль II	0	14.0	>1440	105±8
Витамин B_{12}	10	14.0	>1440	203±15
	1	14.0	>1440	182±16
Дибазол	10	14.0	>1440	–
	1	14.0	>1440	220±17

беломорской мидии *Mytilis edulis*. Кусочки ткани помещались на 24 ч в растворы этих веществ, приготовленные на воде пониженной (14 ‰) или нормальной (25.2 ‰) солености. После этого тестировалась их устойчивость к низкой солености (2 ‰) и к 14%-ному раствору этилового спирта. Влияние дибазола и витамина B_{12} на устойчивость клеток мерцательного эпителия к низкой солености не было выявлено, поскольку опыт, как и в предыдущих случаях, был прекращен через 24 ч из-за опасности артефактов при более длительном переживании препаратов изолированных жабр. Однако визуально по скорости биения ресничек не было обнаружено заметных изменений реагирования клеток на опреснение среды после их обработки этими агентами. Вместе с тем спиртоустойчивость увеличивалась примерно в 2 раза по сравнению с контролем (табл. 8).

Сходные результаты были получены и в экспериментах на планулах *Aurelia aurita* (Бергер, 1977б). Акклимация личинок сцифомедузы к разбавленной морской воде (14 ‰) увеличивает их толерантность и устойчивость к низкой солености, уменьшая при этом устойчивость к этиловому спирту. Обработка планул растворами дибазола и витамина B_{12} в концентрациях порядка 1.0 мкг/мл вызывала небольшое дополнительное увеличение толерантности животных к низкой солености. Одновременно с этим их спиртоустойчивость резко (в 4–7 раз) увеличивалась по сравнению с устойчивостью планул, не обработанных исследованными веществами.

На основании этих данных можно заключить, что специфические изменения при соленостной акклимации, выражающиеся в адекватных среде преобразованиях осмотической толерантности и устойчивости, стимулируются активаторами синтеза белка весьма незначительно. В то же время неспецифическая сопротивляемость резко увеличивается. Ее повышение связано, вероятно, с тем, что дибазол и витамин B_{12} активируют синтез белка в клетке (Андреева, 1971; Розин, 1971, и др.). По-видимому, интенсификация синтетических процессов способствует репарации путем ускоренной замены поврежденных белков на синтезированные de novo.

Дополнительная активация синтетических процессов играет, очевидно, незначительную роль в деятельности механизмов, определяющих устойчивость клеток к солености среды. Как показали приведенные выше данные, а также результаты экспериментов других авторов (Луканин, 1976; Харазова, Ростова, 1976), реакция клеток различных пойкилоосмотических организмов, в том числе и морских моллюсков, на изменения солености вообще характеризуется развитыми компенсаторными процессами, связанными с активной синтетической деятельностью. В связи с этим можно предполагать, что дополнительная интенсификация синтетических процессов с помощью соответствующих активаторов имеет небольшой эффект из-за того, что синтез белка и так происходит с максимальной или близкой к ней скоростью вследствие воздействия на клетки изменившейся солености.

Активация синтетической деятельности, наблюдающаяся после первоначального угнетения синтеза РНК и белка при смене солености, во-первых, как уже отмечалось, может обеспечивать репарацию путем замены альтерированных макромолекул вновь синтезированными. Во-вторых, при этом возможно увеличение количества и соответственно активности различных ферментативных белков. И, наконец, можно предполагать, что реактивация обмена обусловлена переходом на ферменты и (или) изоферменты, более приспособленные функционировать в условиях изменившейся солености. Такая точка зрения может быть использована в дальнейшем в качестве рабочей гипотезы, объясняющей действие молекулярных механизмов соленостной акклимации пойкилоосмотических животных. В связи с этим следует отметить сходное предположение, выдвинутое рядом авторов (Prosser, 1964; Хочачка, Сомеро, 1977) при объяснении механизмов температурной адаптации пойкилотермных животных.

Для проверки этой гипотезы были предприняты эксперименты (Бергер и др., 1975) по изучению множественных молекулярных форм некоторых ферментов в тканях моллюсков *Littorina littorea*, акклимированных к воде пониженной солености (14 ‰). Суммарно в мышечной ткани контрольных животных (рис. 40, *а*) удалось выявить 10 фракций эстераз, которые можно объединить в 5 групп (A, B, C, D, E), отличающихся по количеству зон и по интенсивности окраски. При помещении моллюсков в воду пониженной солености уже через 18 ч наблюдаются (рис. 40, *б*) значительные преобразования спектра эстераз. Они выражаются в изменении интенсивности гистохимического окрашивания некоторых зон и в появлении минорных компонентов, отсутствующих в контроле. Новые фракции (3 и 5) появляются в группе эстераз (B и C), довольно быстро мигрирующих к аноду. Изменения окраски отдельных фракций (2, 6, 7, 9) наблюдаются в различных группах эстераз (B, C, D). Интенсивность их окраски также меняется по-разному. Зоны 2 и 7 окрашены сильнее, чем в контроле, тогда как интенсивность окрашивания зон 6 и 9 заметно снижена.

У литторин, содержавшихся при 14 ‰ в течение 16 сут, наблюдается восстановление исходной (контрольной) интенсивности окрашивания почти всех зон (рис. 40, *в*). Число фракций остается без изменений

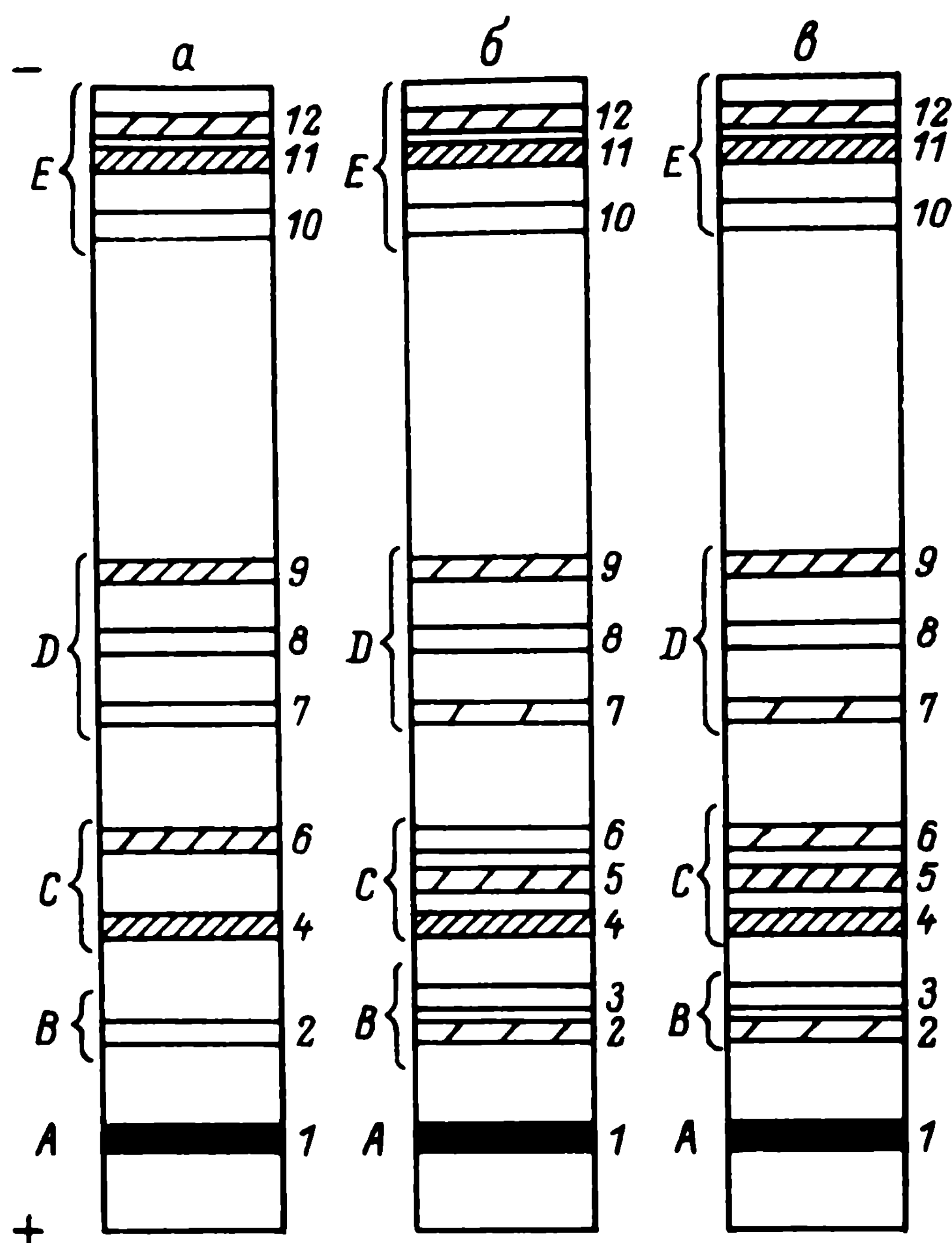


Рис. 40. Схема распределения на зимограммах набора эстераз в мышцах ноги *Littorina littorea* (Бергер и др., 1975).

Частота линий штриховки отражает интенсивность гистохимической окраски зон ферментативной активности. *а* – 25 ‰ (контроль); *б* – 14 ‰, 18 ч; *в* – 14 ‰, 16 сут. Остальные объяснения в тексте.

и не отличается от количества зон эстеразной активности, выявленного через 18 ч пребывания моллюсков в разбавленной морской воде.

В гепатопакреасе контрольных животных было выявлено (рис. 41, *а*) 12 фракций неспецифических эстераз, которые можно разбить по электрофоретической подвижности на три группы А, В, С. Все обнаруженные фракции отличаются по интенсивности окрашивания. При относительно кратковременном (18 ч) выдерживании подопытных животных в воде пониженной солености (рис. 41, *б*) наблюдается появление дополнительных фракций (14–16), которые можно объединить в группу D, характеризующуюся слабой электрофоретической подвижностью. В группе фракций А исчезает минорный компонент (2). Помимо этого наблюдаются изменения окрашивания отдельных фракций. Зоны 4, 6, 11, 12 имели менее интенсивную окраску, чем в контроле. Зоны 5 и 7 были окрашены интенсивнее, тогда как окраска остальных зон не изменялась.

При больших сроках (16 сут) пребывания моллюсков в разбавленной морской воде наблюдалось появление еще одной фракции (13) в группе D (рис. 41, *в*). Обнаружены также изменения интенсивности окрашивания отдельных зон. Фракции 3–7 и 14–16 были окрашены интенсивнее, чем в контроле и при кратковременном воздействии пони-

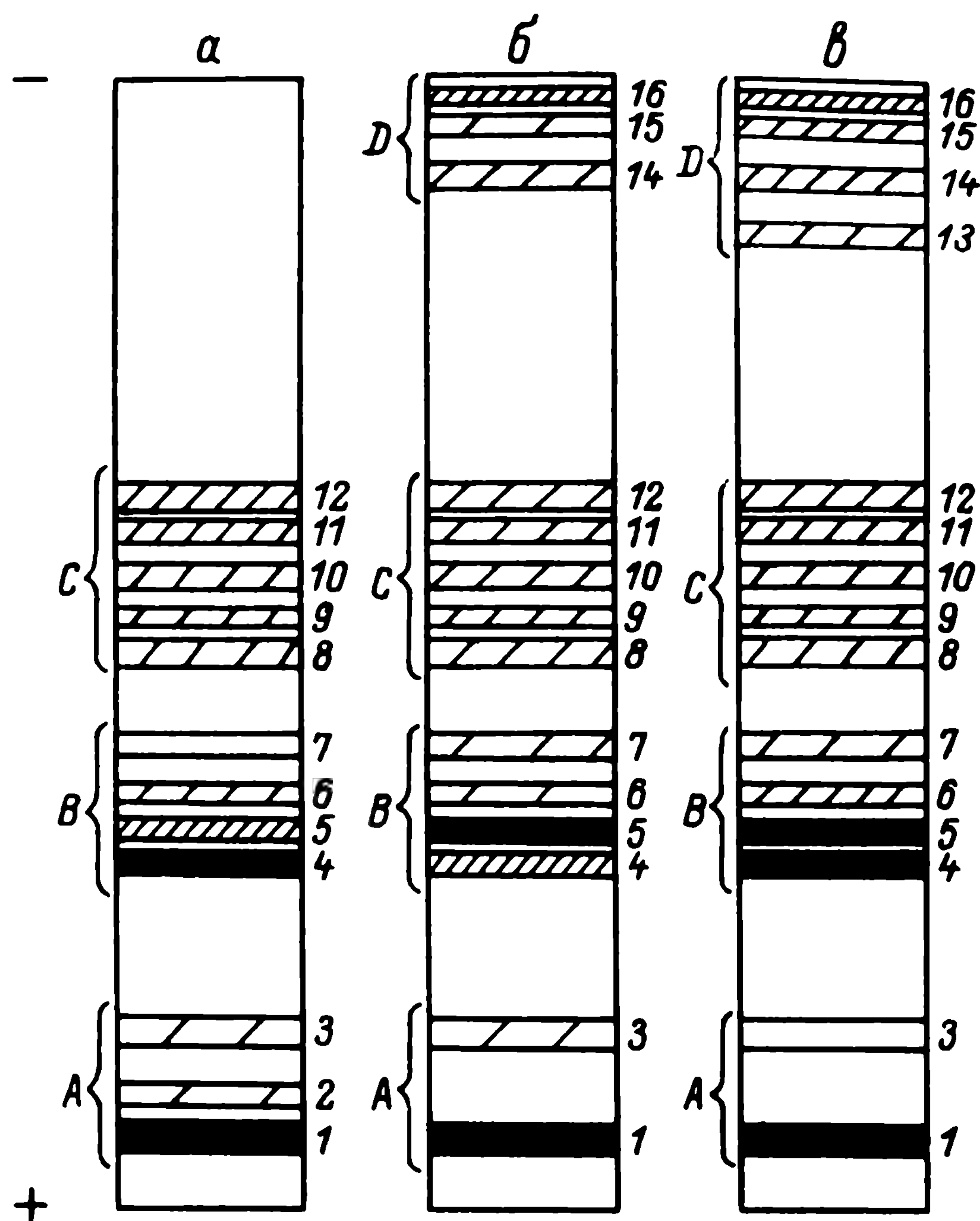


Рис. 41. Схема распределения на зимограммах набора эстераз в гепатопанкреасе *Littorina littorea* (Бергер и др., 1975).

Обозначения как на рис. 40.

женной солености. Фракции 11 и 12 восстанавливали свою окраску до исходной, тогда как яркость остальных зон осталась без изменения.

Данные, полученные при исследовании распределения множественных форм лактатдегидрогеназы (ЛДГ) в печени литторин, представлены на рис. 42. Из них следует, что в контроле (рис. 42,*а*) и при кратковременном воздействии пониженной солености (рис. 42,*б*) выявляются три зоны активности ЛДГ. При длительной акклимации моллюсков (20 сут) в воде пониженной солености число фракций увеличивалось до 5 за счет появления дополнительных зон 3 и 4 (рис. 42,*в*). Интенсивность окрашивания отдельных зон существенно не изменялась во всех сериях опыта.

В мышцах моллюсков спектр ЛДГ представлен двумя зонами (1 и 5) и не претерпевает изменений при смене солености.

Полученные данные показывают, что при изменении солености среды модифицируется состав множественных молекулярных форм исследованных ферментов в клетках различных тканей моллюсков. При акклимации литторин к пониженной солености появляются новые, не обнаруживаемые в контроле, формы эстераз и ЛДГ и исчезает одна из фракций эстераз. Одновременно с этим изменяется интенсивность гистохимического окрашивания различных фракций эстераз. Подобные сдвиги в спектре изученных ферментов при изменении различных абиотических



Рис. 42. Схема распределения на зимограммах набора лактатдегидрогеназы в гепатопанкреасе *Littorina littorea* (Бергер и др., 1975).

а – 25 ‰; *б* – 14 ‰, 20 ч; *в* – 14 ‰, 20 сут.

факторов среды отмечали и другие исследователи (Koehn, 1969; Baldwin, Hochachka, 1970; Брумберг, Певзнер, 1975, и др.).

Изменения количества фракций в спектре исследованных ферментов и активности отдельных фракций, наблюдавшиеся в процессе адаптации моллюсков к пониженной солености, могут быть вызваны соответственно активацией и репрессией локусов, детерминирующих синтез полипептидов, из которых образуются молекулы множественных форм ферментов. Справедливость такого предположения подтверждается известными фактами о том, что изменения концентрации солей натрия и калия в среде могут вызвать активацию одних и инактивацию других локусов политенных хромосом насекомых (Kroeger, 1963, 1967; Lezzi, 1970). В пользу этого объяснения свидетельствуют и наши данные о влиянии ингибиторов синтеза РНК и белка на процессы соленостной акклимации моллюсков и их клеток. В связи с этим следует также напомнить о том, что актиномицин D и циклогексимид подавляли индукцию новых форм эстераз, вызванную изменением соотношения одновалентных и двухвалентных катионов в среде, в которой происходила инкубация гемоцитов и кусочков средней кишки насекомых (Marek, Kroeger, 1974, 1976).

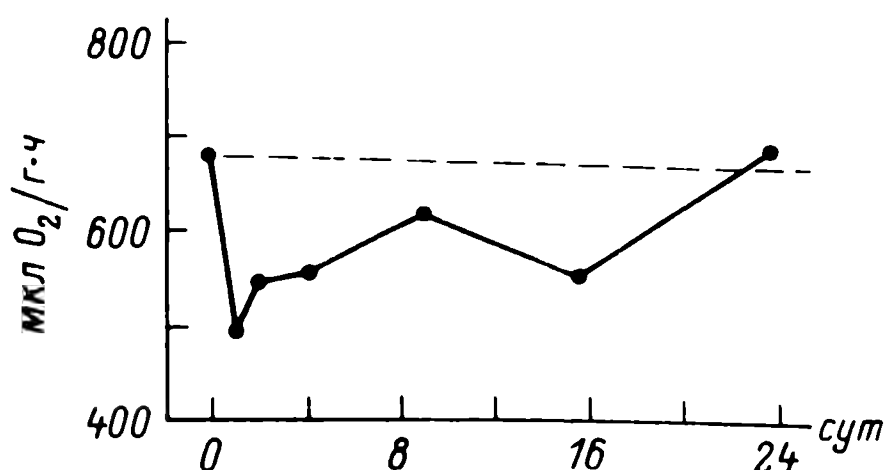
С другой стороны, изменение количества зон и ферментативной активности отдельных фракций можно объяснить и соответствующими конформационными перестройками, в результате которых изменяется способность образовывать гетерополимерные молекулы ферментов (Millar et al., 1971). Существование конформационных преобразований белковых молекул при помещении моллюсков в воду пониженной солености подтверждается резким увеличением сорбции нейтрального красного (Бергер, Харазова, 1971).

Адаптивное значение обнаруженных изменений состава и активности множественных форм эстераз довольно трудно оценить из-за их участия в самых разных метаболических процессах. В то же время в отношении обнаруженных преобразований спектра ЛДГ дело обстоит несколько иначе.

Известно, что молекулы ЛДГ являются тетрамерами, состоящими из М и Н субъединиц (Корочкин, 1978). Кроме того, в работе, выполненной на ракообразных, показана (Schoffeniels, 1970) различная чувствительность этих субъединиц и образованных ими комплексов к неоргани-

Рис. 43. Динамика интенсивности дыхания жаберного эпителия беломорского моллюска *Mytilus edulis* при акклимации к воде пониженной солености (10 ‰) (Луканин, 1976).

По оси ординат – потребление кислорода, мклO_2/г·ч; *по оси абсцисс* – время, сут. *Прерывистая линия* – уровень дыхания в контроле.



ческим ионам, в частности к ионам Na, K и Cl. В связи с этим можно предполагать, что расширение спектров изозимов ЛДГ за счет появления гибридных молекул этого фермента, отмеченное в наших опытах, способствует нормальному протеканию метаболических процессов в клетках моллюсков при изменениях солености и содержания отдельных ионов. Подобные преобразования, по-видимому, имеют место не только при опреснении среды обитания, как это наблюдалось в экспериментах с литторинами, но происходят и в ответ на увеличение солености, как это было показано на примере других морских моллюсков и ракообразных (Chaisemartin et al., 1973).

Изозимы ЛДГ, относящиеся к М-типу, функционируют преимущественно в условиях дефицита кислорода (Salthe, 1965). В связи с этим, наблюдавшаяся тенденция увеличения доли М-субъединиц, о чем свидетельствует появление гибридных фракций 3 и особенно 4 (рис. 42), может быть использована для объяснения изменений интенсивности дыхания, происходящих при смене солености у моллюсков, как на уровне целого организма, так и на клеточном уровне (рис. 43). Весьма возможно, что эти изменения (первоначальное угнетение дыхания и его последующая нормализация) обусловлены соответствующими вариациями соотношения отдельных субъединиц ЛДГ в процессе соленостной акклимации моллюсков. При этом не исключается возможность аналогичных изменений активности и состава отдельных изозимов других ферментов, ответственных за те или иные метаболические процессы. Очевидно, что для дальнейшего обсуждения этого вопроса необходимы дополнительные данные. Однако уже на этом этапе можно признать справедливым мнение О. Г. Карандеевой (1966) и ряда других авторов, предполагавших, что причину значительных изменений уровня потребления кислорода целым организмом следует искать в изменении метаболизма его тканей.

Заканчивая обсуждение материалов этой части главы, следует еще раз подчеркнуть, что одним из основных приспособлений моллюсков к изменениям солености среды является высокая осмотическая устойчивость клеток. Моллюски способны к изменению клеточной резистентности при смене осмотических условий. Адаптивное повышение устойчивости клеток к изменению солености внешней среды носит специфический характер и сопровождается обратимыми конформационными сдвигами и изменениями синтеза белка и РНК при репарации повреждения. Таким образом, клеточные механизмы играют значительную роль в комплексе адаптаций этих организмов. Очевидно также, что процесс приспособления моллюсков к изменениям солености связан с существенными пре-

образованиями, происходящими на молекулярном уровне организации и выражавшимися в изменении активности и состава множественных молекулярных форм различных ферментов. Весьма вероятно, что эти преобразования связаны с изменениями биосинтетических процессов и активности генетического аппарата клетки, происходящими в результате соответствующих сдвигов ее ионного состава при акклимации моллюсков к различной солености.

4.3. Механизмы стабилизации объема клеток

У гомеосмотических животных, регулирующих осмотическую и ионную концентрацию внутренней среды, клетки и ткани находятся в относительно стабильных условиях при изменениях солености внешней среды. Для морских моллюсков, как и для других пойкилоосмотических животных, характерна противоположная ситуация. В связи с этим у эвригалинных пойкилоосмотических организмов выработался ряд защитных механизмов, противодействующих указанным изменениям. Как уже отмечалось выше, факультативная псевдоосморегуляция обеспечивает морским моллюскам ограниченную по продолжительности возможность поддерживать неравновесное в осмотическом отношении состояние. Лежащая в ее основе способность к герметизации мантийной полости может рассматриваться лишь как временная адаптация, направленная на компенсацию слишком резких и значительных по величине изменений солености. В пределах диапазона осмотической толерантности ведущими являются клеточные механизмы адаптации.

Одним из замечательных свойств живой клетки является ее способность поддерживать относительно постоянный объем. Поскольку в клетке обычно содержится большое количество заряженных макромолекул, которые не могут проходить через мембрану, осмотические силы создают постоянную тенденцию к набуханию клеток. A priori можно предполагать, что в такой системе процесс набухания может быть предотвращен в том случае, когда гидростатическое давление внутри клетки будет достаточно велико. Этот способ стабилизации объема характерен для некоторых бактерий и растительных клеток, обладающих ригидной оболочкой. Клетки животных в большинстве случаев лишены подобных стенок и не могут создавать сколько-нибудь значительного гидростатического давления (Hoffman, 1977). Следовательно, этот механизм не играет существенной роли в регуляции объема клеток животных.

С другой стороны, известно, что между проницаемостью клеток для воды и основных осмотических эффекторов имеются значительные различия. Так, исходя из данных, имеющихся в литературе (Dick, 1970; House, 1974), проницаемость плазматической мембраны для ионов натрия, калия и хлора на 5–8 порядков ниже таковой для воды. В соответствии с этим клеточные мембраны могут рассматриваться как полупроницаемые. Следовательно, клетки животных должны подчиняться закону Вант-Гоффа и вести себя как почти совершенные осмометры при изменении осмолярности внешней среды. Существует, однако, большое количе-

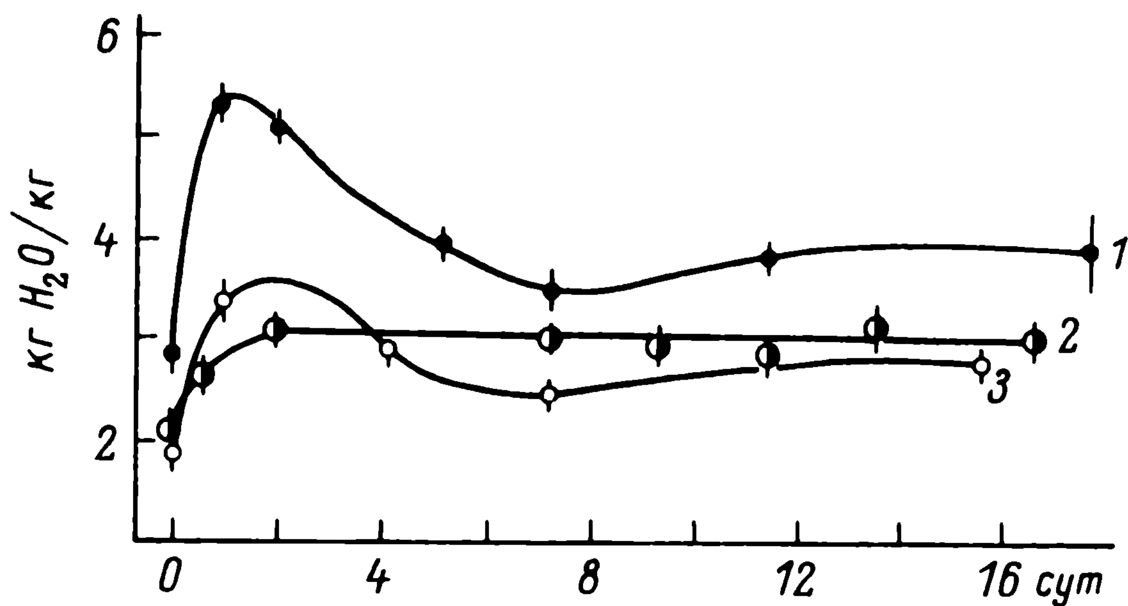


Рис. 44. Изменение содержания воды в мышцах ноги *Littorina littorea* (*1*), *L. obtusata* (*2*) и *L. saxatilis* (*3*) в процессе акклимации моллюсков к солености 14 ‰ (Бергер и др., 1979).

По оси ординат – содержание воды, кгH_2O/кг сухой массы ткани; *по оси абсцисс* – время, сут.

ство данных, полученных на разных тканях и клетках, которые свидетельствуют об отклонениях от осмометрического поведения (Dick, 1970; Hoffman, 1977, и др.). Так, например, изолированные аксоны краба *Eriocheir sunensis* при помещении в гипотонические условия подвергались первоначальному набуханию, которое сменялось впоследствии частичной нормализацией объема (Gilles, 1975). Аналогичные результаты получены в экспериментах на морских моллюсках.

На рис. 44 представлены изменения содержания воды в мышцах трех видов литторин из Белого моря, перенесенных из воды соленостью 26.8 ‰ в разбавленную до 14 ‰ морскую воду. Максимальное обводнение тканей наблюдается через 1–2 сут после начала экспериментов. В дальнейшем уровень гидратации либо не изменяется (*Littorina obtusata*), либо снижается, оставаясь к концу опыта выше исходного на 44 (*L. littorea*) и 52 % (*L. saxatilis*). Таким образом, эти данные показывают, что моллюски по крайней мере двух исследованных видов (*L. saxatilis* и *L. littorea*) способны к частичной регуляции объема на клеточном уровне организации.

Регуляция объема клеток мышц обнаружена и у другого беломорского моллюска *Mytilus edulis* (Наточин, Бергер и др., 1979). Через 24 ч после помещения в воду различной солености (от 4 до 60 ‰) уровень гидратации мышц изолированных аддукторов этих двустворчатых моллюсков был обратно пропорционален солености среды (рис. 45). При этом, однако, оказалось, что мышечные клетки мидии способны к весьма значительной, хотя и далеко не абсолютной стабилизации объема при изменениях осмотической концентрации. Эти данные подтверждают выводы аналогичной работы, сделанной ранее на том же виде моллюсков (Lange, Mostad, 1967), в которой также была обнаружена способность мышц аддуктора мидии к неполной регуляции объема. В то же время следует подчеркнуть, что клетки разных тканей одного и того же вида могут обладать разной эффективностью механизмов объемной регуляции. Так, например, клетки жабр мидии в отличие от мышц аддуктора способны не к частичной, а к полной регуляции объема в воде различной солености (Lange, 1969).

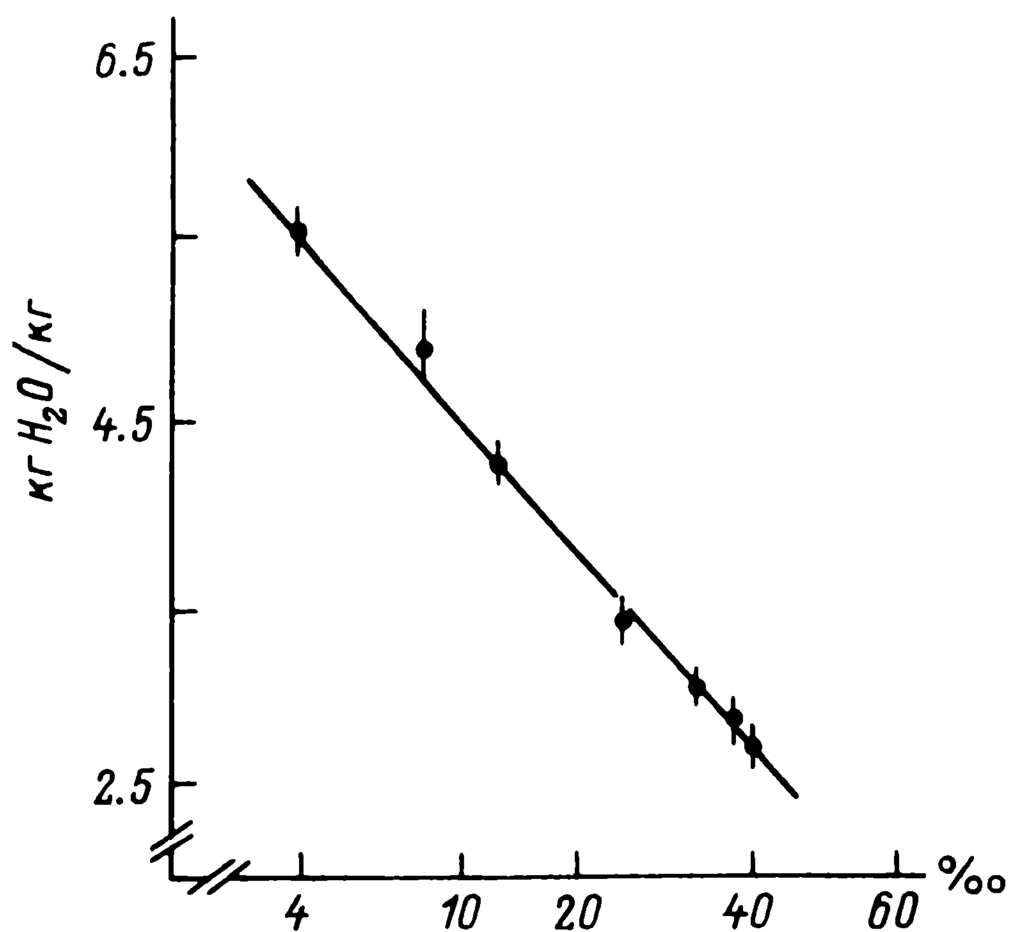


Рис. 45. Содержание воды в изолированных аддукторах *Mytilus edulis* через 24 ч инкубации в воде различной солености (Наточин, Бергер и др., 1979).

По оси ординат – содержание воды, кгH_2O/кг сухой массы; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

Эти и многие другие данные (Gilles, 1975, 1979), свидетельствующие о более или менее эффективной регуляции объема клеток при изменениях осмолярности среды, заставляют предполагать существование специальных механизмов, выравнивающих осмолярность клетки и внешней среды и препятствующих таким образом осмотическому перемещению воды и нарушению объема клеток (Gilles, 1975, 1979). Системы, регулирующие осмотическую концентрацию клеток и приводящие ее в состояние изотонии с экстрацеллюлярной жидкостью, получили общее название „внутриклеточной изоосмотической регуляции" (Florkin, 1962). В качестве основных осмотических эффекторов этих систем могут быть названы неорганические ионы (натрий, калий, хлор и др.) и некоторые низкомолекулярные азотсодержащие соединения.

4.3.1. Роль низкомолекулярных азотсодержащих соединений во внутриклеточной изоосмотической регуляции

Отдельные фрагментарные данные о наличии в клетках различных морских беспозвоночных, в том числе и моллюсков (гребешка, осьминога и др.), повышенного содержания таких соединений, как глицин, таурин, триметиламиноксид, бетаин и других получены многими авторами в начале этого столетия. Однако впервые их роль как осмотических эффекторов клетки с достаточной определенностью была обсуждена только в классической сводке Крога (Krogh, 1939) „Осмотическая регуляция водных организмов". Несмотря на это, следует признать, что лишь в результате работ группы бельгийских исследователей, выполненных под руководством и при участии Флоркена, стали накапливаться данные, не только свидетельствующие об участии различных низкомолекулярных азотсодержащих соединений во внутриклеточной изоосмотической регуляции, но и характеризующие механизмы регуляции концентрации этих веществ в клетке. Эти исследования носили феноменологический характер, хотя уже тогда было высказано предположение, что изменение концентрации свободных аминокислот компенсирует перепады внутриклеточного осмотического давления, обусловленные изменениями солености среды, и стабилизирует содержание воды в клетке. Можно было

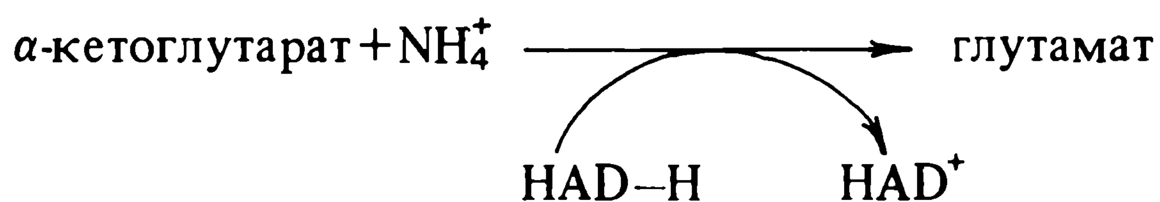
в связи с этим считать, что обнаруженное падение концентрации свободных аминокислот вызвано „разбавлением" клетки в результате эндоосмоса воды в гипотонических условиях. Однако предпринятые расчеты показали, что наблюдавшиеся изменения внутриклеточного содержания свободных аминокислот слишком велики, чтобы их можно было отнести только за счет такого перераспределения воды между клеткой и внеклеточными жидкостями (Florkin, Schoffeniels, 1969). Следовательно, это явление, которое с полным основанием может быть названо эффектом Флоркена, имеет адаптивное значение, обеспечивая осмотическую и объемную регуляцию клеток.

Многочисленными исследованиями, выполненными в течение 50–70-х годов (см. обзоры Florkin, Schoffeniels, 1969; Gilles, 1975, 1979), было установлено, что внутриклеточная изоосмотическая регуляция, осуществляемая за счет регуляции содержания главным образом свободных аминокислот в клетке, представляет собой универсальное явление, присущее животным разной систематической принадлежности.

Длительное время природа механизмов, регулирующих уровень свободных аминокислот в клетке при изменениях солености среды, оставалась весьма мало изученной. Постепенно, главным образом на основании данных экспериментов на ракообразных, были сформулированы общие положения (Florkin, Schoffeniels, 1969; Lange, 1972; Gilles, 1975, 1979), которые можно представить следующим образом.

Регуляция свободных аминокислот в клетке обладает значительной автономностью, о чем свидетельствуют эксперименты на изолированных клетках ракообразных (Gilles, 1973).

Концентрация неорганических ионов в клетке (прежде всего натрия), меняясь вслед за соответствующими изменениями во внешней и внутренней среде, модифицирует активность ряда ферментов, ответственных за синтез аминокислот. В первую очередь меняется активность глутаматдегидрогеназы – ключевого фермента этих процессов. Глутаматдегидрогеназа катализирует реакцию:



Эта реакция, активируемая неорганическими ионами, имеет важное значение для синтеза аминокислот и служит главным, если не единственным, путем образования α-аминогрупп прямо из NH_4. Кроме того, переаминирование α-кетокислот с использованием глутамата в качестве донора аминогрупп представляет собой основной путь введения α-аминогрупп при биосинтезе большинства других аминокислот, в том числе глицина, аланина и пролина (рис. 46). Равновесие этой реакции сдвинуто в сторону образования глутамата. Следовательно, повышение концентрации ионов (отражающее соответствующий сдвиг во внешней среде) должно активировать глутаматдегидрогеназу и тем самым приводить к повышению содержания глутаминовой кислоты, а также содержания аланина, глицина и пролина в клетке.

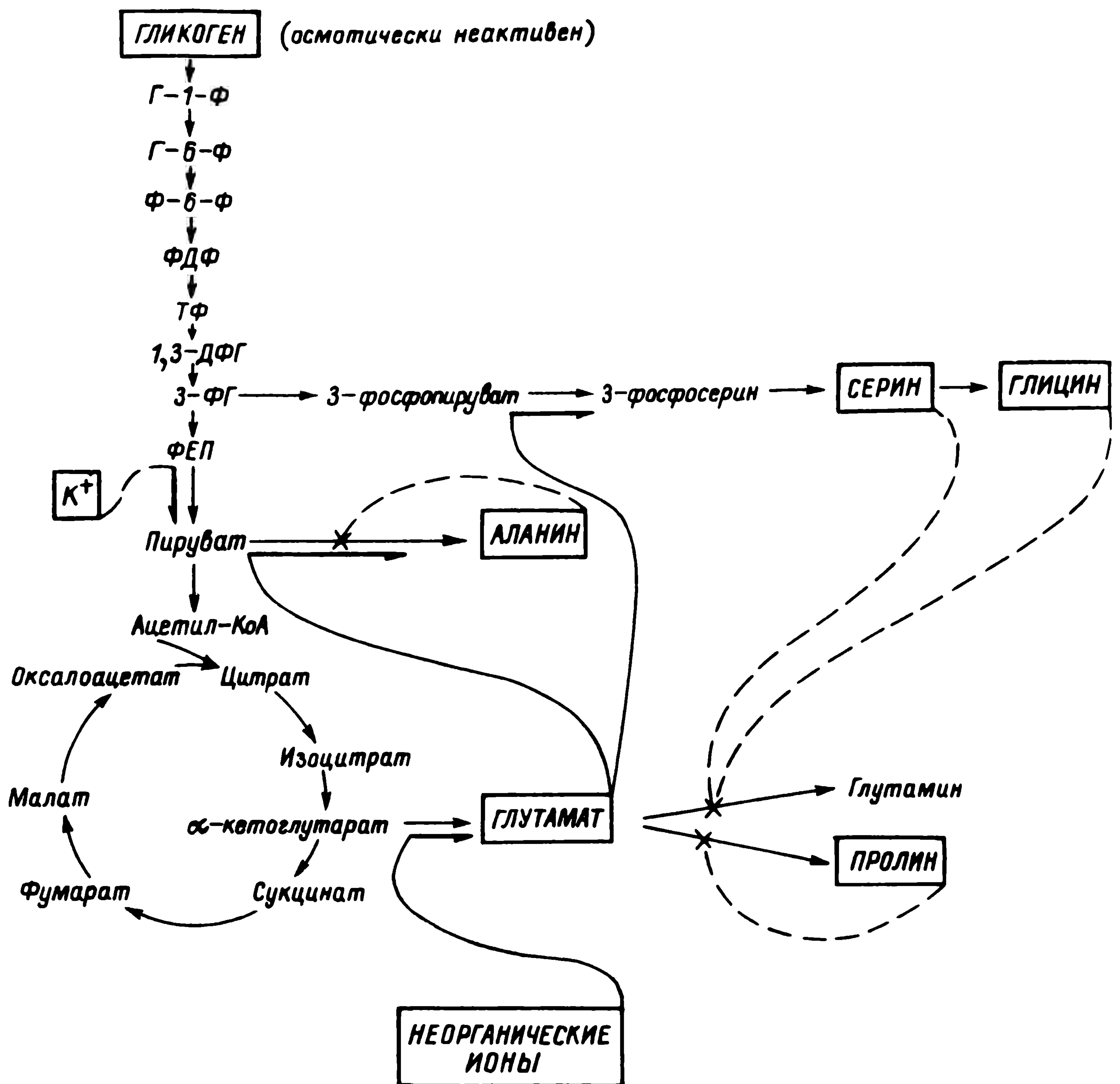


Рис. 46. Схема регуляции синтеза свободных аминокислот в клетках эвригалинных беспозвоночных (Хочачка, Сомеро, 1977).

Жирные стрелки – непосредственное воздействие ионов и глутамата на скорость образования соответствующих соединений; *прерывистые линии* – воздействие концентрации аминокислот на скорость синтеза этих соединений через систему обратной связи.

Активация глутаматдегидрогеназы неорганическими ионами – процесс довольно специфичный. В отличие от глутаматдегидрогеназы многие ферменты (например, аспартатдекарбоксилаза, аспартат-2-кетоглутарат-аминотрансфераза и др.) не меняют своей активности при изменении концентрации неорганических ионов в инкубационной среде. Кроме того, если активность глутаматдегидрогеназы растет с повышением концентрации солей, то активность таких ферментов, как лактатдегидрогеназа, изоцитратдегидрогеназа и некоторых других, при этом падает (Florkin, Schoffeniels, 1969). В результате при повышении солености восстановленные продукты обмена (например, продукты гликолиза)

используются главным образом на синтез глутамата и ряда свободных аминокислот. При низкой солености больше восстановленных метаболических продуктов используется для дыхания. Синтез глутамата и свободных аминокислот падает.

Глутаматдегидрогеназа активируется как катионами, так и анионами, хотя механизм их действия различен (Florkin, Schoffeniels, 1969). Образующийся в результате реакции глутамат служит донором аминогрупп для синтеза аланина и глицина, что способствует образованию этих двух аминокислот в том случае, когда возросшая концентрация ионов крови должна быть осмотически уравновешена повышением внутриклеточного содержания свободных аминокислот. Аланин и глицин, так же как серин, тормозят по принципу обратной связи действие глутаматсинтетазы – важный путь дальнейшей утилизации глутамата. В результате этого концентрация глутамата может еще больше возрастать и он может использоваться для дополнительного синтеза других свободных аминокислот (аланина и глицина). Все это ведет к экспоненциальному росту концентрации четырех аминокислот – глутаминовой кислоты, аланина, серина и глицина. Описанная система регуляции является автокаталитической и автоматической.

Кроме того, глутамат служит непосредственным предшественником пролина. Следовательно, предложенная схема объясняет, как регулируется концентрация и этой аминокислоты. Применительно к двум другим аминокислотам (аланин и глицин) участие в регуляции внутриклеточного осмотического давления обеспечивается еще и влиянием ионов на ферменты, катализирующие прямые пути их синтеза. Таким ферментом, в частности, является пируваткиназа, обнаруживающая потребность в ионах калия (Schoffeniels, 1976). Важно также и то, что аланин, действующий как конкурентный ингибитор пируваткиназы, служит чувствительным сигналом в цепи обратной связи, регулирующим свой собственный синтез из пирувата (рис. 46). Аналогично пролин воздействует и на свой собственный синтез из глутамата.

Свободные аминокислоты принимают участие в регуляции объема клеток при изменениях солености среды у различных морских беспозвоночных: инфузорий, кишечнополостных, сипункулид, полихет, иглокожих, моллюсков и ракообразных (Florkin, Schoffenils, 1969; Gilles, 1975, 1979). Однако попытка ряда авторов (Florkin, Schoffeniels, 1969, и др.) распространить представления о механизмах регуляции содержания свободных аминокислот в клетке, полученные на основании результатов экспериментов на эвригалинных ракообразных, на других беспозвоночных наталкивается на значительные трудности. Если для ракообразных основными путями регуляции содержания свободных аминокислот в клетке служат изменения синтеза аминокислот и их вовлечение в синтез белка, то у других беспозвоночных они могут играть второстепенную роль.

Одним из основных путей регулирования концентрации свободных аминокислот в клетках моллюсков является их поступление из внешней среды, где они содержатся в достаточно большом количестве (табл. 9). Их трансэпидермальное поглощение происходит весьма интенсивно

Таблица 9

Содержание свободных аминокислот в морской воде[1]
(Palmork, 1969)

Аминокислота	Содержание в морской воде, мкг/л	Аминокислота	Содержание в морской воде, мкг/л
Аланин	6.50	Гидроксипролин	5.10
Валин	3.30	Фенилаланин	4.80
Глицин	20.00	Аспартат	10.50
Изолейцин	4.50	Глутамат	24.10
Лейцин	3.00	Орнитин	25.00
Пролин	3.50	Лизин	8.50
Треонин	7.25	Триптофан	1.25
Серин	1.30		
Метионин	0.85	Всего	129.45

[1] Содержание аминокислот в интерстициальных водах может увеличиваться на 1–2 порядка (Stephens, 1975).

и может иметь большое значение в общем энергетическом балансе морских организмов (Stephens, 1968, 1975; Southward, Southward, 1972). Авторадиографическими и биохимическими методами показано, что у морских моллюсков основным местом поглощения растворенных аминокислот являются жабры (Anderson, Bedford, 1973; Stewart, 1975). Наличие в жабрах активного, зависимого от натрия, транспорта аминокислот, подчиняющегося кинетике Михаэлиса–Мэнтен, описано у *Cerastoderma edule*, *Mya arenaria* и *Mytilus californianus* (Bamford, McCrea, 1975; Stewart, Bamford, 1976). Абсорбция аминокислот клетками жабр этих моллюсков угнетается по мере снижения солености среды (рис. 47). Имеются также данные, что абсорбция аминокислот жабрами моллюсков блокируется при снижении концентрации ионов натрия в среде и при добавлении уабаина, ингибирующего Na, K-АТФазу (Chez et al., 1967). В связи с этим можно предполагать, что поступление свободных аминокислот, определяемое градиентом натрия и (или) градиентом осмотического давления на наружной мембране эпителиальных клеток жабр, модифицирует величину внутриклеточного пула свободных аминокислот и обеспечивает по крайней мере частично регуляцию низкомолекулярных азотсодержащих соединений при изменениях солености среды.

Не менее важным компонентом изоосмотической внутриклеточной регуляции моллюсков является экскреция свободных аминокислот из клетки. Обоснованием представления о том, что стабилизация объема клеток моллюсков при изменениях осмолярности среды достигается главным образом за счет выхода свободных аминокислот из клеток в гемолимфу в неизменном виде и их последующего дезаминирования и деградации служат данные экспериментов по сопоставлению динамики выхода аминокислот, их концентрации в клетках и скорости экскреции аммония у *Modiolus modiolus*. Вслед за снижением солености (с 35 до 17.5 ‰) прежде всего падает внутриклеточная концентрация свободных

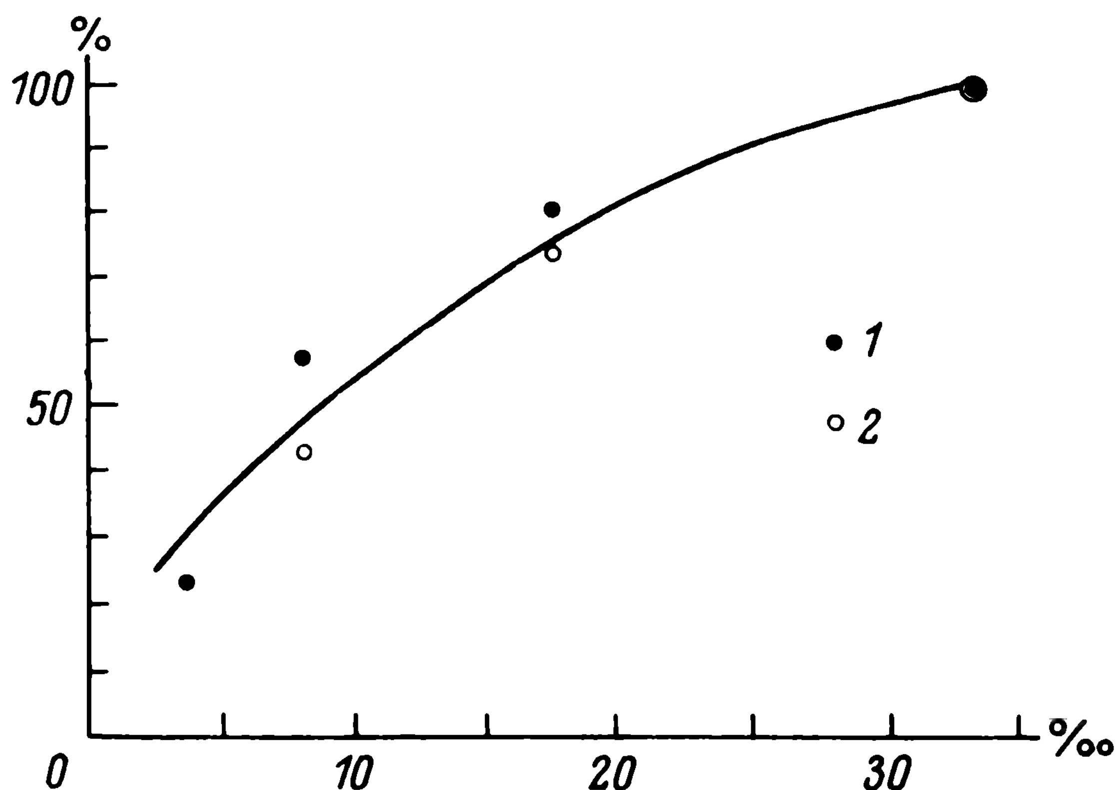


Рис. 47. Влияние солености среды на абсорбцию L-аланина (*1*) и α-аминоизобутировой кислоты (*2*) жабрами *Mya arenaria* (Stewart, Bamford, 1976).

По оси ординат – поглощение аминокислот, % от контроля (34 ‰); *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

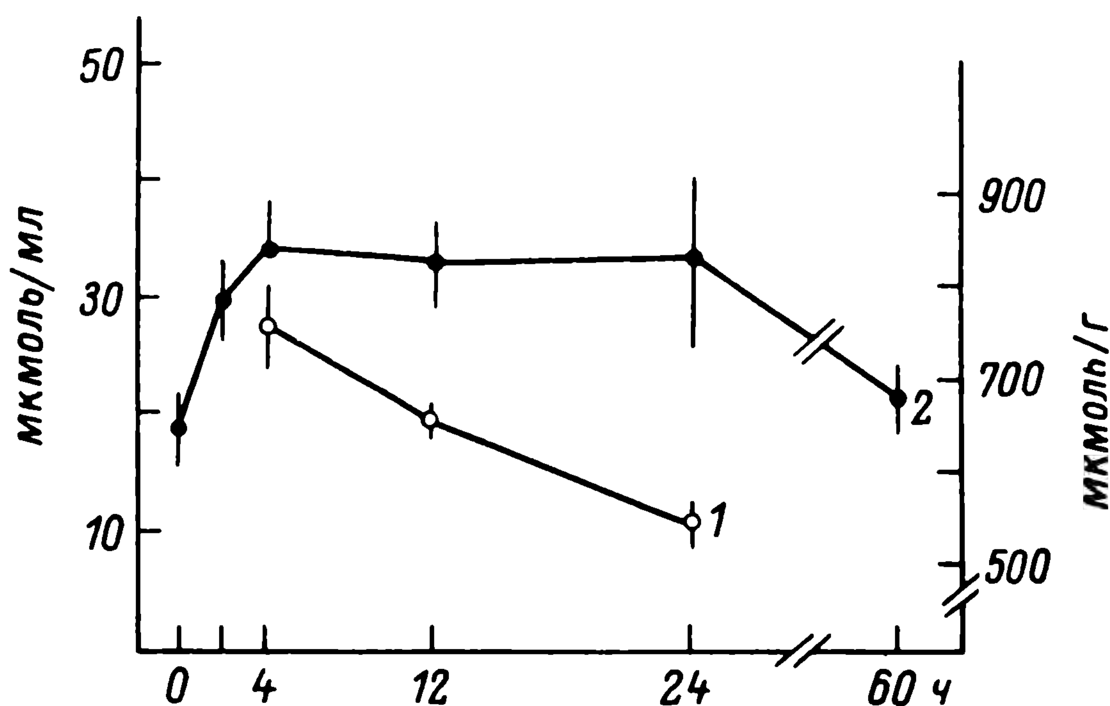


Рис. 48. Изменение концентрации свободных аминокислот в клетках вентрикулуса (*1*) и в гемолимфе (*2*) *Modiolus demissus*, акклимированных к морской воде, разбавленной в 2 раза (Bartberger, Pierce, 1976).

По оси ординат: слева – концентрация аминокислот в гемолимфе, мкмоль/мл, *справа* – концентрация аминокислот в клетках, мкмоль/г сухой массы; *по оси абсцисс* – время, ч.

аминокислот (рис. 48). Затем начинается увеличение их содержания в гемолимфе, достигающее максимума через 24 ч, что совпадает с наиболее высокой концентрацией аммония в гемолимфе (рис. 49) и наибольшей скоростью его экскреции во внешнюю среду. К концу акклимации эти показатели приходят в норму или достигают близкого к ней уровня, тогда как содержание свободных аминокислот в клетках оказывается при этом минимальным.

Аминокислоты, выходящие из клеток в гемолимфу, накапливаются, по-видимому, в мантийной складке, где и подвергаются последующему дезаминированию и деградации. Это предположение подтверждается данными о том, что содержание свободных аминокислот в мантии не снижа-

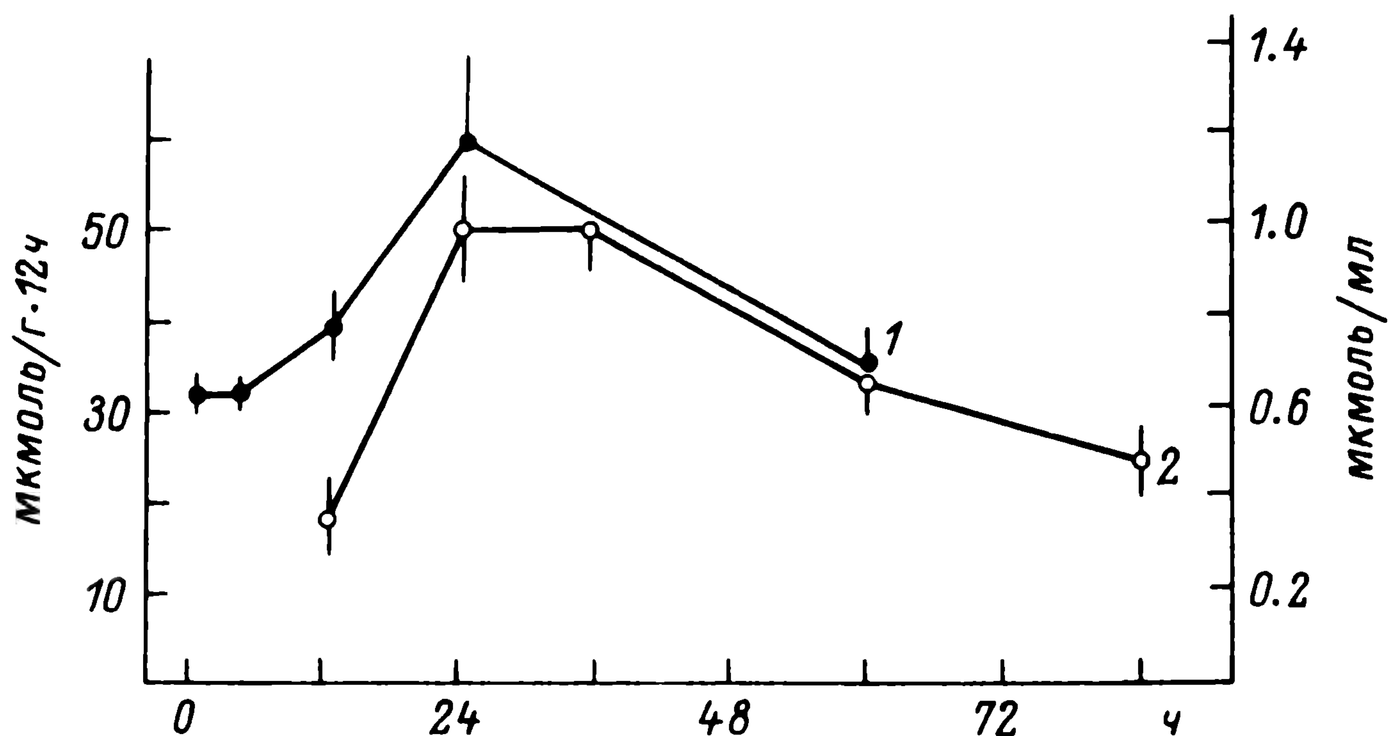


Рис. 49. Изменение концентрации аммония в гемолимфе (*1*) и скорости экскреции аммония (*2*) у *Modiolus demissus*, акклимированных к морской воде, разбавленной в 2 раза (Bartberger, Pierce, 1976).

По оси ординат: слева – скорость экскреции аммония, мкмоль/г сухой массы · 12 ч, *справа* – концентрация аммония в гемолимфе, мкмоль/мл; *по оси абсцисс* – время, ч.

ется даже через 60 ч после уменьшения солености, тогда как пул свободных аминокислот в других тканях, например в клетках миокарда исследованных моллюсков, уменьшается уже через 12 ч (Pierce, 1971; Bartberger, Pierce, 1976). Кроме того, в мантии различных моллюсков обнаружена высокая аминотрансферазная активность (Awapara, Campbell, 1964), что согласуется с высказанным предположением о локализации процессов катаболизма свободных аминокислот. В связи с этим следует также напомнить, что мантия моллюсков имеет большую поверхность контакта с наружной средой (Догель, 1975), благодаря чему может осуществляться ускоренный выход токсического аммиака по мере его продукции в результате катаболизма свободных аминокислот.

Механизмы, регулирующие выход аминокислот из клеток вентрикулуса моллюсков, были изучены на *Modiolus demissus* (Pierce, Greenberg, 1973). Сравнение выхода аминокислот из клеток вентрикулуса при раздельном изменении осмолярности и концентрации ионов в инкубационной среде показало следующее:

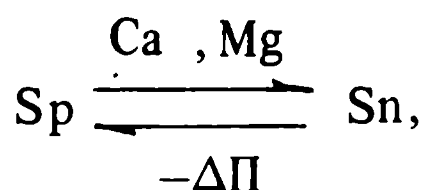
1. При постоянном осмотическом давлении понижение концентрации ионов Na, K и Cl в среде, омывающей изолированный желудочек сердца моллюсков, не влияло на выход свободных аминокислот.

2. Удаление из инкубационной среды ионов Ca и Mg резко активировало выход аминокислот, который не прекращался до тех пор, пока концентрация ионов не восстанавливалась.

3. Индуцирование выхода свободных аминокислот снижением соленосности среды частично блокируется повышением наружной концентрации ионов Ca и Mg.

4. Выход свободных аминокислот, инициированный низким осмотическим давлением и (или) снижением концентрации двухвалентных катионов, блокируется лантаном.

На основании этих данных предполагается (Pierce, Greenberg, 1973 существование специфических сайтов, обеспечивающих проницаемость клеточной мембраны для свободных аминокислот. Эти сайты существуют в двух конформационных состояниях (открытом и закрытом), соотношение которых в клетке сбалансировано при нормальных условиях:



где Sp, Sn – открытая и закрытая конформации соответственно; Ca Mg – концентрация ионов Ca и Mg в инкубационной среде; –ΔП – уменьшение осмотического давления среды.

При открытой конформации свободные аминокислоты выходят из клетки, а при закрытой этот процесс подавлен. Равновесие сдвинуто в сторону Sp-конформации при снижении осмотического давления. Sn-конформация поддерживается неспецифическими клеточными процессами, требующими ионов Ca и Mg. В клетках моллюсков, акклимированных к нормальной солености, большинство сайтов (но не все) находятся в состоянии Sn-конформации. По этой причине выход свободных аминокислот из клеток крайне низок, но не равен нулю.

Лантан не проникает через клеточную мембрану и на этом основании используется в электронно-микроскопических исследованиях в качестве маркёра экстрацеллюлярного пространства. Исходя из этого, блокада лантаном выхода аминокислот из клетки позволяет предполагать, что сайты, обеспечивающие выход аминокислот, локализованы на наружной стороне плазматической мембраны.

Природа регуляторных механизмов, управляющих выходом аминокислот, остается пока еще очень слабо изученной. Весьма вероятно, что ионы Ca и Mg, связываясь с мембранными компонентами, непосредственно изменяют конформацию сайтов, обеспечивающих выход аминокислот.

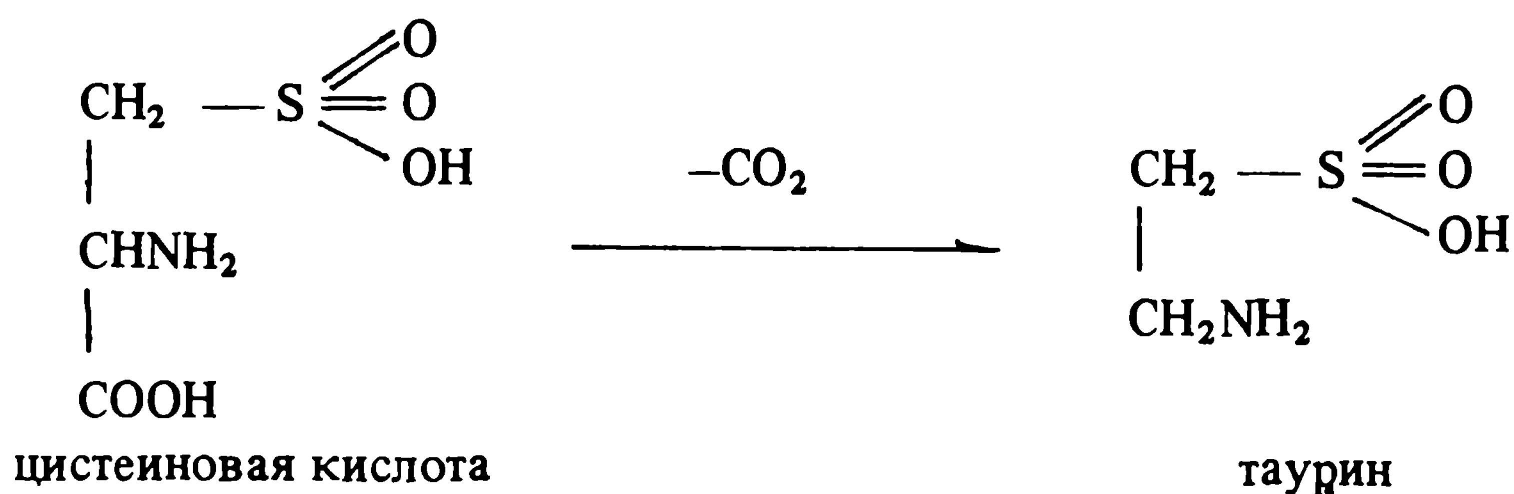
Существенную роль в регуляции проницаемости клеток для аминокислот играет активируемая двухвалентными катионами (Ca и Mg) АТФаза, локализованная на наружной мембране. Результаты экспериментов, выполненных на клетках почечных канальцев млекопитающих (Rorive, Kleinzeller, 1972), абдоминальных мышцах ракообразных (Gladwell, 1975), аксонах краба (Gerrard, 1975), клетках асцитной карциномы Эрлиха (Ronquist, Agren, 1975), свидетельствуют об участии этого фермента в регуляции проницаемости мембраны и восстановлении объема клеток после набухания, вызванного гипоосмотическим стрессом.

Применительно к моллюскам гипотеза о роли АТФазы в регуляции объема клеток путем изменения проницаемости мембраны для аминокислот была проверена на клетках миокарда *Modiolus demissus* и эритроцитах *Noetia ponderosa* (сем. Arcidae). В результате этих экспериментов (Pierce, Greenberg, 1976; Amende, Pierce, 1980a, 1980b, 1980c; Pierce, Amende, 1981) выявлена связь между соленостной толерантностью моллюсков и способностью к регуляции объема клеток, осуществляемой

главным образом путем изменения выхода аминокислот. Проницаемость клеток для аминокислот контролируется АТФазой, активируемой ионами Са и Mg и локализованной на наружной мембране. Роль этого фермента заключается, как предполагают авторы, в восстановлении проницаемости клеточной мембраны после осмотически индуцированных пертурбаций. Изменения объема клеток и выхода из них свободных аминокислот сопровождаются значительными преобразованиями мембранных структур. Эти изменения, выявленные электронно-микроскопическими методами исследования, свидетельствуют, в частности, о существовании корреляции между плотностью распределения на мембране белковых частиц и активностью АТФазы, регулирующей выход свободных аминокислот из клетки.

Авторы этих работ обнаружили не только общность, но и существенные отличия реакции клеток миокарда *M. demissus* и эритроцитов *N. ponderosa* на снижение солености. Изменения проницаемости клеток *M. demissus*, вызванные гипоосмотическим стрессом, высокоспецифичны: из клеток выходят лишь некоторые аминокислоты. В противоположность этому состав аминокислот, выходящих из эритроцитов *N. ponderosa*, сходен с аминокислотным составом внутриклеточного пула. Значимость этих различий до конца не выяснена. Есть, однако, основание предполагать (Pierce, Amende, 1981), что эвригалинность моллюсков (в частности, *M. demissus*) обусловлена высокой селективностью мембранных систем регуляции проницаемости, обеспечивающих отбор выходящих из клетки аминокислот и сохранение внутриклеточного пула осмотически активных соединений.

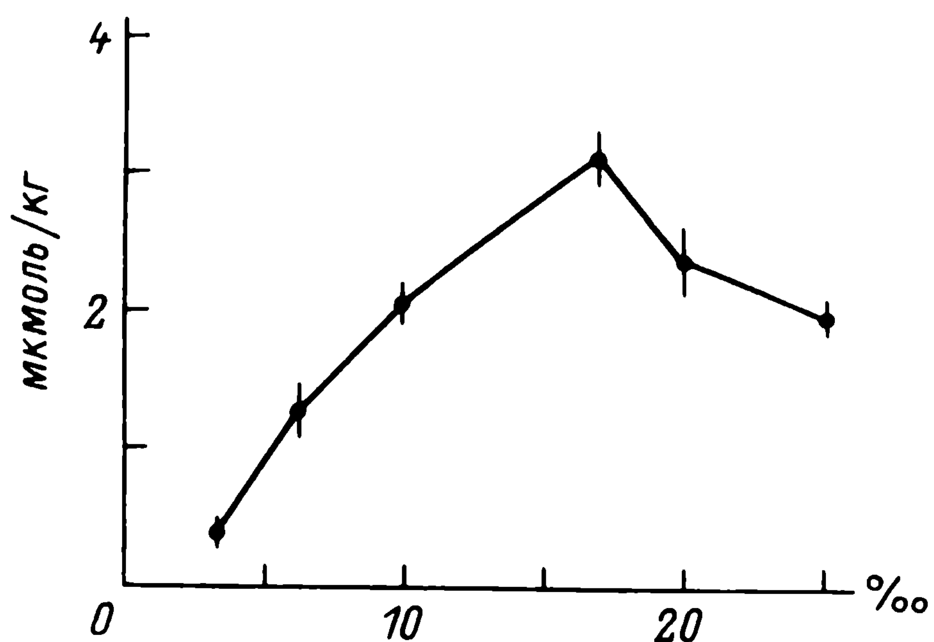
Наряду с аминокислотами важную роль в клеточной осморегуляции моллюсков играет таурин. Он составляет примерно половину внутриклеточного пула низкомолекулярных азотсодержащих соединений (Potts, 1958; Gilles, 1975) и является продуктом декарбоксилирования цистеиновой кислоты (Фердман, 1962, с. 380):



Динитрофенол и цианистый натрий, активирующие выход аминокислот из клеток моллюсков при снижении солености, не влияют, однако, на выход из них таурина (Pierce, Greenberg, 1976). Весьма вероятно, что эти, а возможно, и какие-то иные различия регуляции содержания в клетках свободных аминокислот и таурина обусловлены особенностями последнего: зарядом, величиной диэлектрической постоянной и другими свойствами. Так или иначе, но вопрос о механизмах регуляции внутриклеточного содержания таурина при изменении солености среды совер-

Рис. 50. Содержание глутаминовой кислоты в гомогенате тканей *Rangia cuneata*, акклимированных к различной солености (Allen, 1961).

По оси ординат – содержание кислоты, мкмоль/кг сухой массы; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.



шенно не изучен, хотя, как уже отмечалось, это соединение составляет значительную часть низкомолекулярных азотсодержащих соединений, а изменение его концентрации как функция солености – важнейшая особенность изоосмотической внутриклеточной регуляции моллюсков.

Не менее значимым обстоятельством, свидетельствующим о специфике изоосмотической внутриклеточной регуляции моллюсков, является весьма низкая доля глутаминовой кислоты в общей осмотической концентрации. Кроме того, концентрация глутаминовой кислоты в клетках моллюсков меняется нелинейно в зависимости от солености, а имеет максимум при 15–17 ‰ и уменьшается при акклимации моллюсков как к более высокой, так и к более низкой солености (рис. 50).

Глутаматдегидрогеназа, играющая ведущую роль в регуляции содержания свободных аминокислот в клетках ракообразных, обладает у моллюсков настолько низкой активностью, что в ряде случаев вовсе не выявляется принятыми методами исследования в тканях этих животных (Campbell, Bishop, 1970). На основании этого нельзя, однако, полностью исключить участие глутаминовой кислоты в регуляции синтеза аминокислот моллюсков. Как показывают литературные данные (табл. 10), изменение концентрации глутаминовой кислоты в мышцах моллюсков, перенесенных из 100%-ной в 50%-ную морскую воду, зависит от продолжительности акклимации животных к воде пониженной солености. У брюхоногих моллюсков внутриклеточное содержание глутаминовой кислоты уменьшалось почти в два раза независимо от продолжительности пребывания в разбавленной морской воде. В то же время у двустворчатых моллюсков оно практически не изменялось в „острых" опытах (несколько часов акклимации к пониженной солености) и значительно понижалось по сравнению с исходным при длительном (несколько суток) выдерживании в разбавленной морской воде. Исходя из этого, можно предполагать, что регуляция синтеза глутаминовой кислоты, описанная, в частности, для ракообразных, свойственна и моллюскам. Однако у них соответствующие механизмы отличаются значительной инерционностью (особенно у двустворчатых моллюсков). Возможно, это обстоятельство служит причиной того, что ведущую роль в регуляции содержания свободных аминокислот в клетках моллюсков играют более оперативные системы трансмембранного переноса аминокислот.

Заканчивая обсуждение вопроса об изоосмотической внутриклеточной регуляции моллюсков, следует подчеркнуть фрагментарность наших

Таблица 10

Изменения содержания глутаминовой кислоты в мышцах морских моллюсков после перенесения в 50%-ную морскую воду

Вид	Характер опыта	Содержание глутаминовой кислоты, % от исходного	Источник
Loricata			
Acanthochitona discrepans	„Острый" опыт	117	Gilles, 1972
Gastropoda			
Littorina littorea	Тот же	64	Hoyaux et al., 1976
	Акклимация	61	Тот же
Purpura lapillus	„Острый" опыт	61	" "
	Акклимация	56	
Bivalvia			
Ostrea edulis	„Острый" опыт	94	Bricteux-Gregoire et al., 1964
Mytilus edulis	Тот же	107	Тот же
	Акклимация	21	Hoyaux et al., 1976

знаний, не позволяющих в настоящее время составить полное представление о путях и механизмах регуляции низкомолекулярных азотсодержащих соединений. Можно лишь утверждать, что системы изоосмотической внутриклеточной регуляции моллюсков имеют ряд специфических особенностей, лишающих возможности автоматически использовать применительно к этим животным схемы регуляции содержания свободных аминокислот, достаточно полно разработанные главным образом на ракообразных и некоторых других беспозвоночных (Florkin, Schoffeniels, 1969; Gilles, 1979).

Результаты многочисленных исследований, о которых говорилось выше, способствовали тому, что изменения внутриклеточного содержания свободных аминокислот в ответ на смену солености стали рассматриваться многими авторами как основной, если не единственный способ осмотического выравнивания клеток с окружающей средой. При этом часто ставится знак равенства между изоосмотической внутриклеточной регуляцией, стабилизацией объема клеток и эвригалинностью пойкилоосмотических организмов. Так, например, в „Руководстве по сравнительной физиологии животных" отмечается, что „...осмотическая регуляция в клетке, как правило, осуществляется путем изменения концентрации растворенных органических компонентов, особенно аминокислот; концентрация неорганических ионов при этом остается относительно постоянной" (Prosser, 1977, с. 157) Аналогичные взгляды изложены и в других сводках (Хочачка, Сомеро, 1977; Gilles, 1979, и др.).

Имеются, однако, факты, заставляющие усомниться в монопольной роли регуляции внутриклеточной концентрации свободных аминокислот

Таблица 11

Доля аминокислот и таурина в общей осмолярности мышц морских моллюсков (Наточин, Бергер, 1979)

Вид	Доля аминокислот и таурина, %	
	100%-ная морская вода	50%-ная морская вода
Mytilus edulis	33.7	24.9
Scrobicularia plana	24.9	21.6
Acanthochitona discrepans	4.0	6.8
Patella vulgata	19.4	11.5
Purpura lapillus	10.4	11.8
Littorina littorea	14.9	16.0

в стабилизации объема клеток и их адаптации к изменениям солености среды. Прежде всего остается неясным, почему уровень свободных аминокислот значительно меняется при акклимации к различной солености не только у пойкилоосмотических организмов, клетки которых подвергаются при этом осмотическому стрессу, но и у гомеосмотических животных, внутренняя среда которых характеризуется относительной осмотической стабильностью. Кроме того, как показывают произведенные Ю. В. Наточиным и В. Я. Бергером (1979) расчеты, основанные на данных Хойо и соавторов (Hoyaux et al., 1976), доля аминокислот в общей осмолярности клеток различных моллюсков относительно невелика (от 4 до 34%) и может быть неодинаковой даже у видов, близких по степени эвригалинности (табл. 11). При этом вклад аминокислот и таурина в общую клеточную осмолярность либо вообще не изменяется при акклимации моллюсков к разбавленной вдвое морской воде, либо меняется мало и неоднозначно у разных видов. Показательно также, что один из наиболее эвригалинных пойкилоосмотиков – моллюск *Elysia chlorotica*, существующий в диапазоне от 24 до 2480 мОсм (т. е. примерно от 1 до 85 ‰, – *В. Б.*), имеет очень низкий внутриклеточный пул свободных аминокислот: всего около 30 мкмоль/г сухой массы ткани (Pierce, 1982). Эти данные дают основание предполагать, что системы регуляции внутриклеточного содержания аминокислот – не единственный, а в ряде случаев и не самый важный элемент изоосмотической регуляции моллюсков. Очевидно, что кроме аминокислот имеются и какие-то иные эффекторы, обеспечивающие осмотическое выравнивание и стабилизацию объема клеток при изменениях солености. К ним в первую очередь могут быть отнесены различные неорганические ионы и прежде всего натрий, калий и хлор.

4.3.2. Роль неорганических ионов во внутриклеточной изоосмотической регуляции

Отдельные немногочисленные сведения о том, что содержание неорганических ионов в клетках и тканях различных животных претерпевает значительные изменения при смене солености среды начали накап

ваться достаточно давно. Так, например, было показано (Potts, 1958), что при акклимации моллюсков *Mytilus edulis* к воде пониженной солености наблюдается значительное уменьшение содержания ионов натрия и хлора в мышцах. Аналогичные исследования выполнены на различных полихетах, десятиногих раках и некоторых других беспозвоночных (Freel et al., 1973; Freel, 1978; Gilles, 1979, и др.). В этих работах, однако, не оценивалась роль изменений электролитного состава в изоосмотической внутриклеточной регуляции. Решение этой задачи было осуществлено в серии экспериментов на различных беломорских моллюсках, выполненных под руководством Ю. В. Наточина для проверки его предположения о ведущей роли неорганических ионов в осмотической и объемной регуляции клеток. Основным объектом исследования служили мышцы аддуктора мидии *M. edulis*, выделенные вместе с кусками раковины, что позволило избавиться от трансминерализации и увеличения гидратации клеток, наблюдающихся при перерезке мышечных волокон в процессе препарирования мускулов замыкателей (Михайлова и др., 1979). Часть опытов выполнена на мышцах ноги и гепатопанкреасе *Littorina littorea*, *L. saxatilis* и *L. obtusata* из Белого моря.

Инкубация изолированных аддукторов мидии в течение 24 ч в воде различной солености показала, что объем клеток меняется весьма значительно (Наточин, Бергер, 1979). Содержание клеточной воды, равное 650 мл на 1 кг сырой массы при 26.8 ‰ (соленость нормальная для Белого моря), возрастает до 750 мл при 8 ‰ и снижается до 540 мл при 50 ‰. Одновременно с этим наблюдаются обратные изменения величины межклеточного пространства (Наточин и др., 1979а).

В опытах на клетках мышц и гепатопанкреаса литторин было установлено, что после первоначального увеличения гидратации клеток при снижении солености с 26.8 до 16 ‰ наблюдается постепенная, но не полная стабилизация объема клеток и величины межклеточного пространства (рис. 51).

Эти данные позволяют считать, что клетки исследованных моллюсков способны к частичной, но далеко не полной стабилизации объема при изменениях солености. Демпфирование изменений гидратации клеток достигается главным образом за счет перераспределения ионов между клеткой и окружающей ее средой. Увеличение солености в 15 раз (с 4 до 60 ‰) и одновременное параллельное увеличение концентрации натрия в наружной среде вызывает быстрое и соизмеримое увеличение концентрации этого иона в мышечной ткани и в клетках (рис. 52, 53). В то же время содержание калия в пересчете на сухую массу мышц увеличивалось всего в 1.7 раза (рис. 52). Анализ внутриклеточных изменений концентрации калия показывает, что эти изменения также значительно меньше таковых для натрия (рис. 53). Концентрация калия в клеточной воде варьирует в зависимости от сморщивания или набухания клеток и является, следовательно, функцией главным образом клеточного объема. Иными словами, общее содержание этого иона меняется мало. Он просто оказывается растворенным в различном объеме клеточной воды.

Удержание клеточного калия независимо от других ионов способствует стабилизации трансмембранного градиента K_i/K_o. В то же время

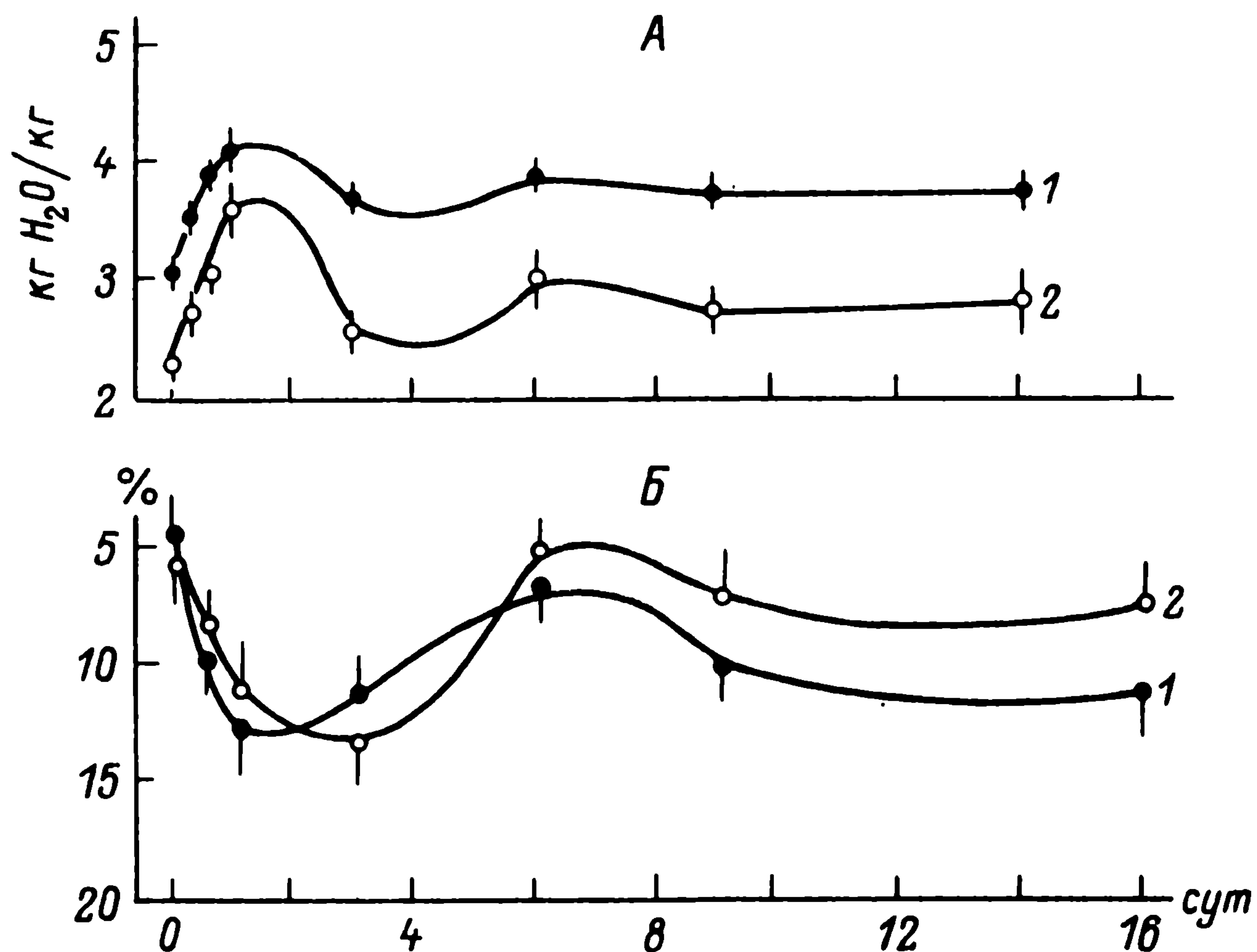


Рис. 51. Изменение содержания воды (*А*) и объема межклеточного пространства (*Б*) в мышцах ноги (*1*) и гепатопанкреасе (*2*) беломорских *Littorina littorea* в течение акклимации к пониженной (16 ‰) солености (Бергер и др., 1978).

По оси ординат: на *А* – содержание воды в ткани, кгH_2O/кг сухой массы, на *Б* – объем межклеточного пространства, % от влажной массы ткани; *по оси абсцисс* – продолжительность акклимации, сут.

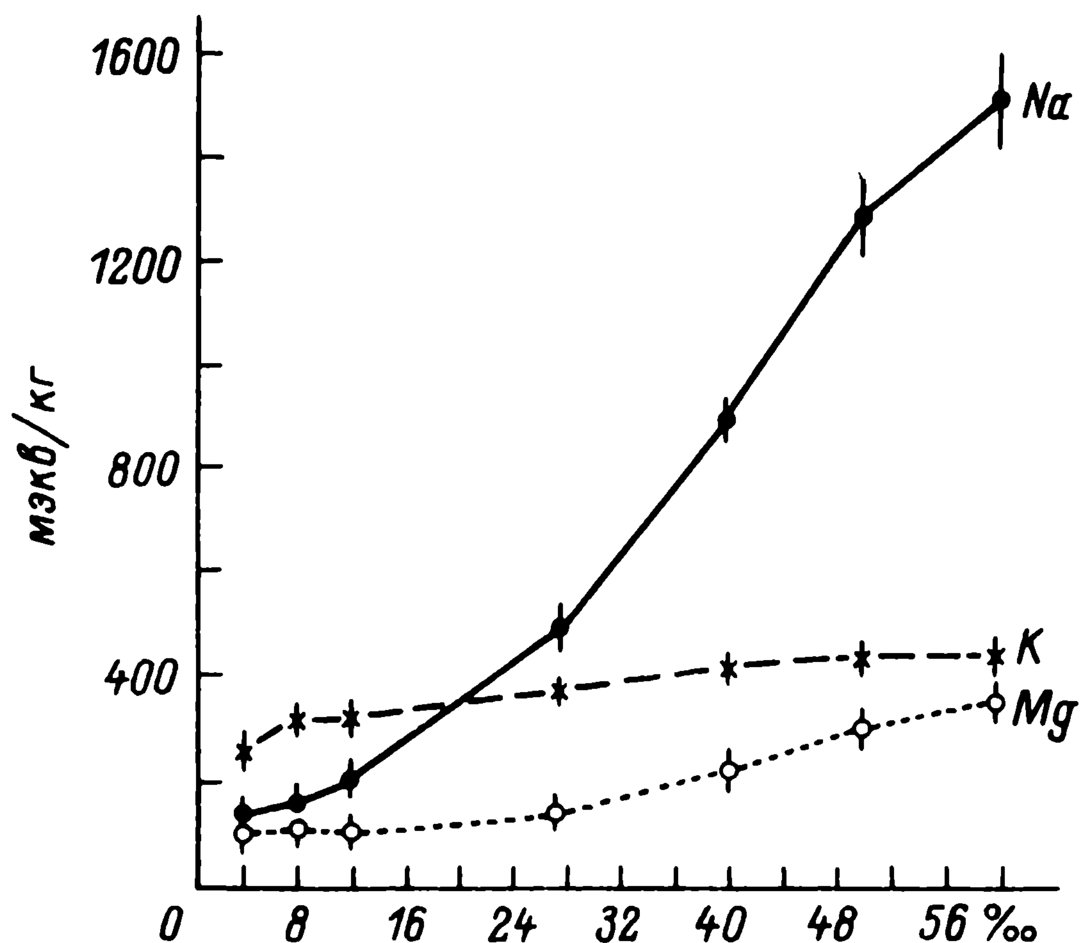


Рис. 52. Содержание ионов натрия, калия и магния в аддукторах *Mytilus edulis* через 24 ч инкубации при различной солености (Наточин, Бергер и др., 1979).

По оси ординат – содержание катионов, мэкв/кг сухой массы ткани; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

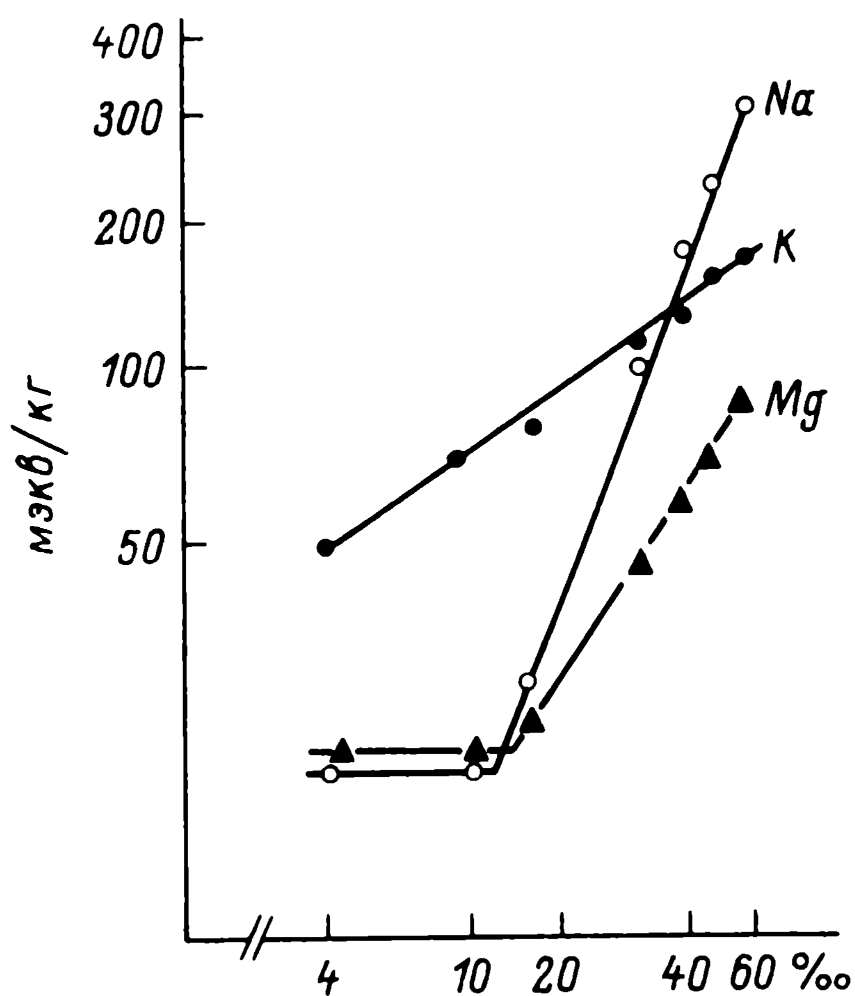


Рис. 53. Концентрация ионов натрия, калия и магния в клеточной воде изолированных аддукторов *Mytilus edulis* через 24 ч инкубации при различной солености (Наточин, Бергер и др., 1979).

По оси ординат – концентрация ионов, мэкв/кг клеточной воды; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

отношение Na_i/K_i меняется очень значительно: при изменении солености с 8 до 50 ‰ оно увеличивается с 0.29 до 1.30.

При солености 4–10 ‰ концентрация натрия в мышечных клетках мидии поддерживается на наиболее низком стабильном уровне. Вероятно, снижение концентрации внутриклеточного натрия до минимального уровня (рис. 53) служит сигналом осморегулирующего рефлекса, вызывающего герметизацию мантийной полости и предохраняющего клетки от действия экстремально низкой солености (Наточин, 1966). При более высокой солености наблюдается пропорциональное увеличение внутриклеточной концентрации натрия и параллельное изменение концентрации ионов хлора в клетке (рис. 54). Полученные данные позволяют предполагать, что натрий и соответствующий анион (хлор) играют основную роль в осмотической и объемной регуляции клеток ряда моллюсков при изменении солености внешней среды.

При увеличении солености происходит, вероятно, пассивное поступление натрия и хлора в клетку, а при низкой солености эти ионы активно удаляются из клетки. Эта гипотеза была подтверждена результатами ингибиторного анализа (Наточин, Бергер и др., 1979). Использованные ингибиторы по-разному влияли на ионный состав аддуктора мидии в зависимости от солености среды. Этакриновая кислота, блокирующая транспорт натрия и хлора (Лаврова, Наточин, 1981), вызывала увеличение содержания натрия и набухание аддуктора при солености 10 ‰ (рис. 55). В этих условиях ингибитор лишал мышечные клетки способности удалять

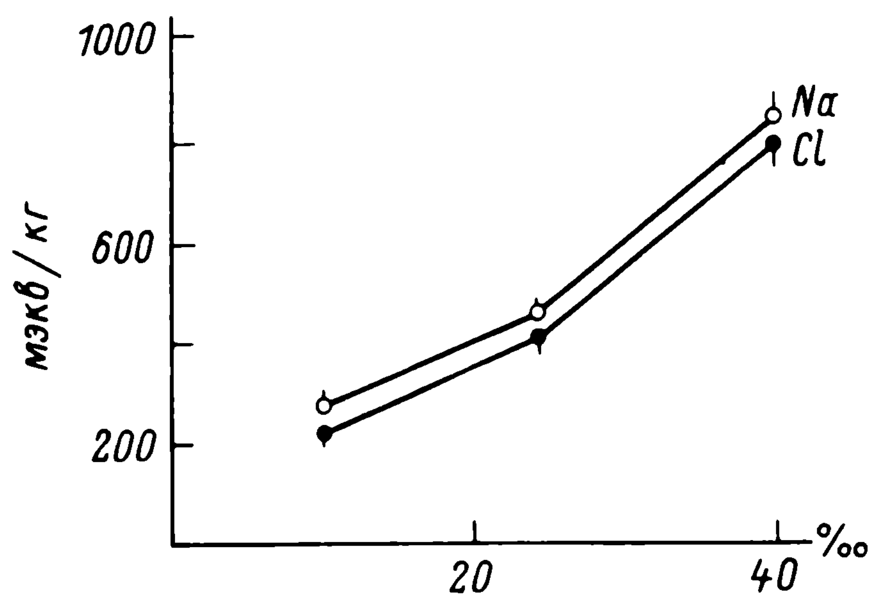


Рис. 54. Содержание ионов натрия и хлора в мышцах изолированных аддукторов *Mytilus edulis* через 24 ч инкубации при различной солености (Кузьмина, 1982).

По оси ординат – концентрация ионов, мэкв/кг сухой массы ткани; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

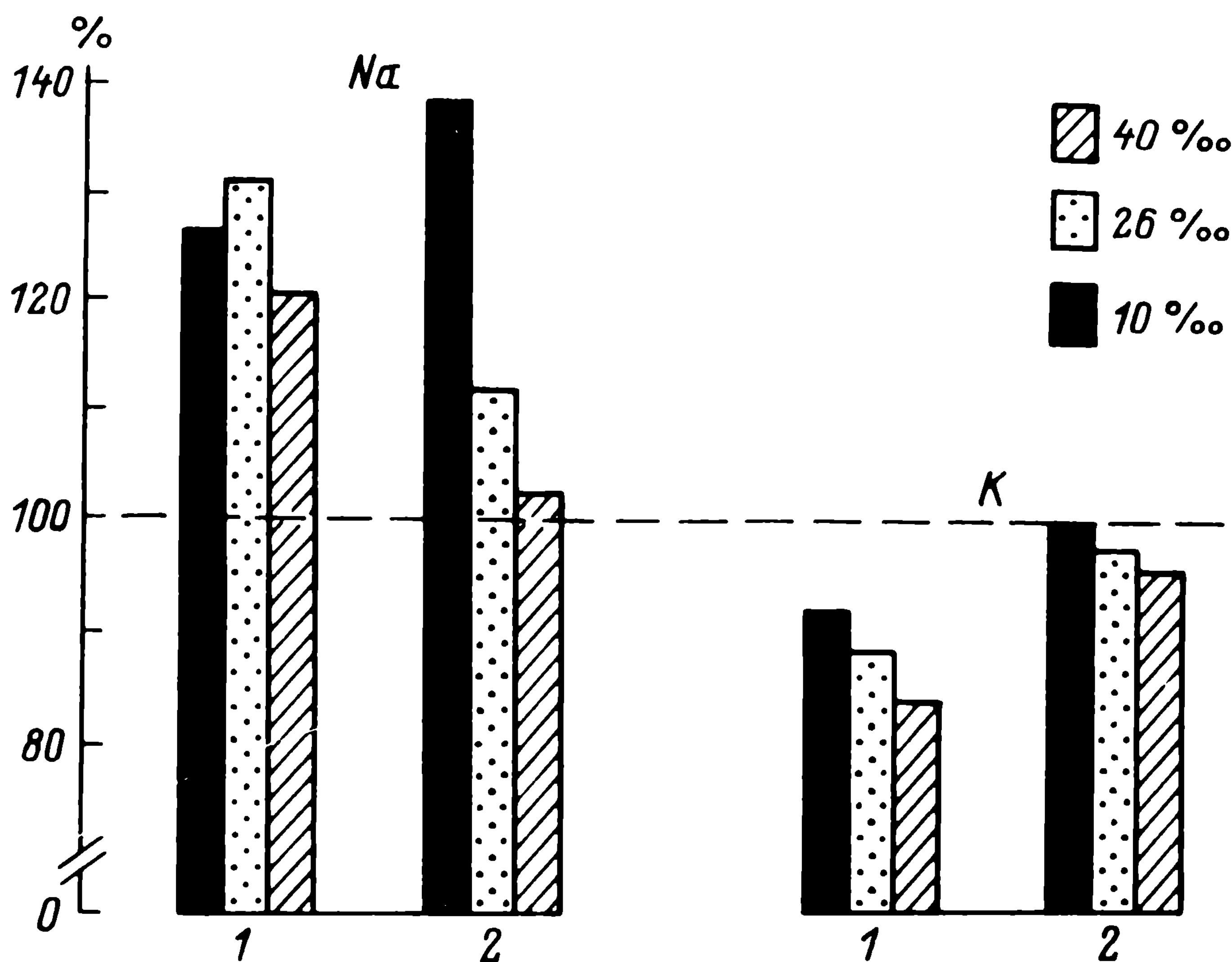


Рис. 55. Действие уабаина (*1*) и этакриновой кислоты (*2*) на электролитный состав изолированных аддукторов *Mytilus edulis* через 6 ч инкубации при различной солености (Наточин, Бергер и др., 1979).

По оси ординат – содержание натрия и калия в аддукторе, в % от контрольного уровня, обозначенного прерывистой линией.

ионы натрия и хлора и, следовательно, угнетал их адаптацию к низкой солености. При солености 26.8 и 40 ‰ этакриновая кислота оказывала меньшее влияние на ионный состав и гидратацию мышц (рис. 55). В противоположность этому уабаин (ингибитор Na, K-АТФазы) вызывал снижение концентрации калия и увеличение содержания натрия в мышцах мидии независимо от солености среды (рис. 55).

Ионный баланс мышечных клеток при адаптации к различной солености едва ли может быть достигнут только при действии Na/K-ионообменного насоса, удаляющего из клетки натрий и обеспечивающего накопление калия. Как показали полученные данные, концентрация обоих ионов уменьшается, хоть и в разной степени, при низкой солености

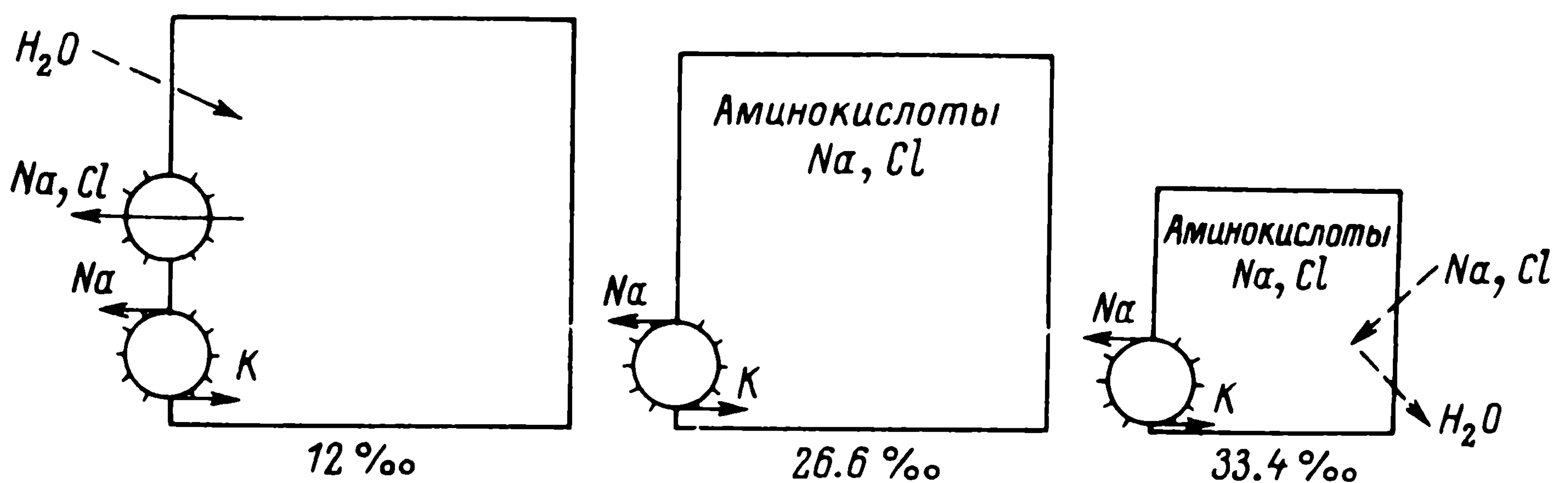


Рис. 56. Схема работы ионных насосов в клетке морских моллюсков при различной солености (по данным: Наточин, Бергер, 1979)

и растет при повышенной. Следовательно, эффективная ионная регуляция в клетках моллюсков может достигаться только при наличии наряду с Na/K-насосом и активного транспорта Na (или Na и Cl), независимого от переноса калия, подобно тому, как это представлено на схеме (рис. 56). Возможность существования и участие в регуляции клеточного объема второго натриевого насоса, независимого от калия, нечувствительного к уабаину, но блокируемого этакриновой кислотой, показана также для клеток почки позвоночных животных (Наточин, 1976).

Таким образом, имеющиеся экспериментальные данные свидетельствуют о том, что в клетках моллюсков ионы натрия вместе с сопровождающими анионами (главным образом хлором) служат наряду с низкомолекулярными азотсодержащими соединениями основными осмотическими эффекторами, обеспечивая стабилизацию объема клеток при изменениях солености среды обитания.

В целом можно заключить, что эвригалинные морские моллюски способны к неполной регуляции объема клеток, уровень гидратации которых резко увеличивается в начальный период после смены солености и частично восстанавливается впоследствии. Клетки обладают высокоэффективным механизмом удержания калия, количество которого не снижается даже в начальный период действия гипотонии, когда теряются ионы натрия и магния. Стабилизация уровня внутриклеточного калия в широком диапазоне солености внешней среды независимо от других ионов позволяет поддерживать трансмембранный градиент K_i/K_0, изменяя объем воды в клетке. Регуляция объема клеток обеспечивается пассивным поступлением в них натрия и, вероятно, хлора при возрастании солености и их активным выведением при гипотонии. Данные ингибиторного анализа свидетельствуют о наличии в клетках моллюсков наряду с Na/K-ионнообменным механизмом и независимого транспорта натрия вместе с сопровождающим анионом (хлором), обеспечивающим осмо- и волюморегуляцию клеток. Системы, регулирующие электролитный состав и объем клеток при изменении солености среды, обладают значительной автономностью и сохраняют свою эффективность в изолированных клетках моллюсков.

Глава 5

ИЗМЕНЕНИЯ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ В ТЕЧЕНИЕ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

При изучении экологических особенностей размножения, эмбрионального и личиночного развития моллюсков, как и других морских беспозвоночных, основное внимание многие годы обращалось на влияние температуры воды. Ее ведущее значение было обосновано работами ряда исследователей (Orton, 1920; Rünnström, 1929; Thorson, 1946, 1950; Ekman, 1953; Korringa, 1957; Милейковский, 1960, 1970, 1981, и др.). При этом воздействие иных факторов среды, и прежде всего солености, оставалось предельно слабо изученным. Более того, многие авторитетные исследователи (например, Orton, 1920; Thorson, 1946) считали, что соленость не относится к факторам, регулирующим сезонность размножения и нереста донных беспозвоночных, хотя и влияет на процессы гаметогенеза, протекающие нормально лишь в определенных соленостных пределах.

Начиная примерно с 50-х годов ситуация стала меняться. Резко увеличился объем исследований о влиянии солености на репродуктивные процессы донных беспозвоночных из различных морских акваторий. Появилось большое число работ, перечисление и анализ которых излишни, поскольку в имеющихся к настоящему времени сводках детально разобраны не только физиологические, но и экологические аспекты зависимости репродуктивных процессов от солености среды (Kinne, 1964, 1971; Хлебович, 1974, 1977; Милейковский, 1981). В связи с этим дальнейшее рассмотрение воздействия солености на размножение морских моллюсков будет ограничено анализом вопроса об онтогенетических изменениях в системе соленостных адаптаций и их роли в вертикальном распределении моллюсков.

Чувствительность организма к действию абиотических факторов среды претерпевает значительные изменения в ходе онтогенеза. Обычным проявлением этих изменений является увеличение эврибионтности в ряду от гамет и зигот до взрослых животных (Pelseneer, 1901; Schelford, 1915; Orton, 1920; Rünnström, 1929; Pearse, 1950; Беляев, 1953, 1957; Андроников, 1965; Бергер, Лебский, 1969; Гиляров, 1970; Хлебович, 1974, и др.). Эвригалинность организмов, являющаяся частным проявлением их эврибионтности, меняется, как правило, аналогичным образом в течение индивидуального развития. Применительно к моллюскам изменения эвригалинности в ходе онтогенеза и прежде всего высокая чувствительность к смене солености их гамет, эмбрионов и личинок

показаны А. Ф. Карпевич (1955, 1962), Р. К. Кудиновой-Пастернак (1960), Е. П. Турпаевой (1963) и другими главным образом на пресноводных или солоноватоводных видах. Среди таких форм весьма обычны внутреннее оплодотворение и живорождение (Pearse, Gunter, 1957; Fretter, Graham, 1962; Хлебович, 1974, и др.), тогда как морские моллюски обладают, как правило, наружным оплодотворением и имеют свободноплавающую личинку. Эти биологические особенности солоноватоводных и пресноводных видов, очевидно, связаны с „заботой о потомстве" и направлены на стабилизацию и оптимизацию соленостных условий, в которых протекают ранние этапы их онтогенеза. У морских моллюсков, обитающих при более стабильной солености, обычно нет необходимости в подобных приспособлениях. Однако и среди них имеется довольно много видов и более крупных таксономических групп, сталкивающихся со значительными изменениями солености среды обитания. Очевидно, что эвригалинность таких моллюсков обусловлена адаптациями, снижающими влияние соленостных флуктуаций на процессы размножения, эмбрионального и личиночного развития.

Один из наиболее эвригалинных видов – яйцеживородящий моллюск *Littorina saxatilis*, самки которого вынашивают эмбрионов, личинок и молодь в выводковой сумке. При помещении дробящихся яйцеклеток (стадия 2–4 бластомеров) в воду различной солености процессы дробления и эмбрионального развития *L. saxatilis* протекали нормально и заканчивались формированием личинок при снижении солености до 15 ‰ (Бергер, 1974, 1975б; Бергер, Кузьмин, 1978). Более низкая соленость вызывала нарушение дробления и гибель эмбрионов. В контрольных условиях (25–26 ‰) и при солености 20 и 22 ‰ формирование подвижных велигеров под оболочкой яйца было отмечено на 9-е сут после начала опыта. При солености 15 и 17 ‰ их появление запаздывало соответственно на 3 и 2 сут. Однако на последующее формирование раковины это запаздывание не влияло. Во всех сериях опыта (от 15 до 25–26 ‰) появление раковины отмечено у развивающихся моллюсков на 18–19 сут.

Осмотическая резистентность личинок *L. saxatilis* была исследована в экспериментах на велигерах, извлеченных из выводковых сумок. В диапазоне солености от 0 до 12 ‰ продолжительность жизни личинок не превышала 1 ч. В воде соленостью 16 ‰ она увеличивалась на 8 ч, а при 18–20 ‰ и более высокой солености велигеры прожили дольше 24 ч, после чего опыт был прекращен. Из этих данных следует, что для нормального существования личинок *L. saxatilis* требуется соленость не ниже 17–18 ‰. Различия между этими и приведенными выше данными, согласно которым минимальная допустимая соленость, не угнетающая нормальное развитие беломорских *L. saxatilis*, соответствует 15 ‰, связаны, по-видимому, с особенностями проведения экспериментов. Длительное содержание развивающихся эмбрионов при пониженной солености, как это имело место в первом опыте, возможно, приводило к их акклимации и соответствующему увеличению резистентности личинок, не погибавших при солености выше 14–15 ‰.

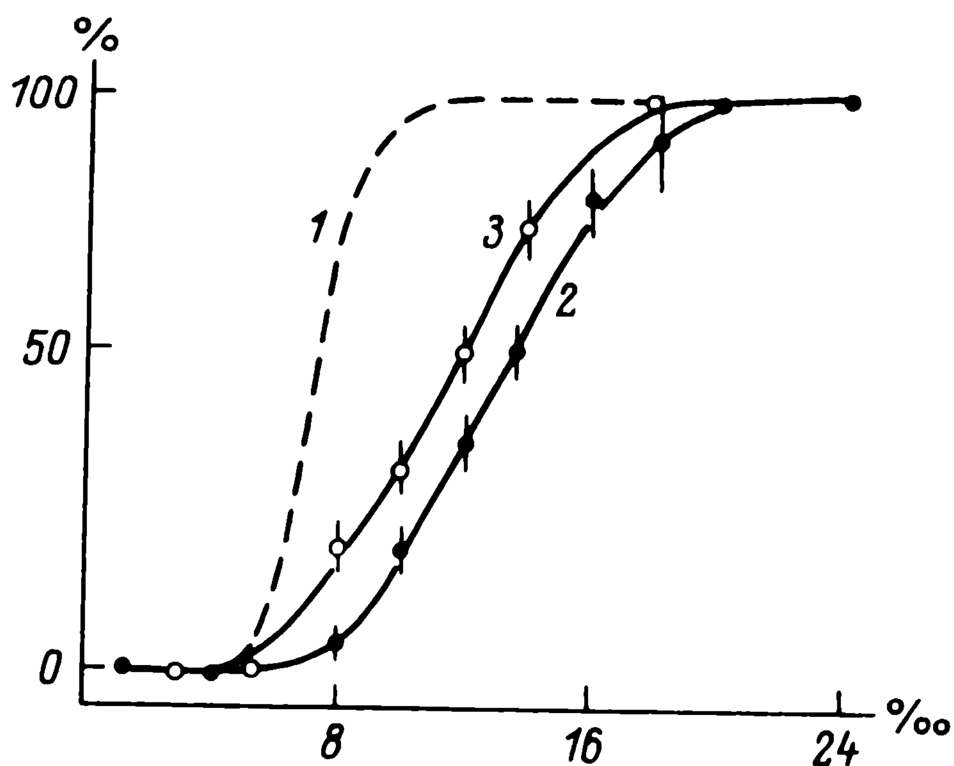


Рис. 57. Количество молоди и взрослых *Littorina saxatilis*, акклимированных в воде различной солености (Бергер, 1975б, с дополнениями).

По оси ординат – количество активных моллюсков, %; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – взрослые моллюски; *2* – контрольная молодь (26 ‰); *3* – молодь, акклимированная к солености 16 ‰.

Способность к адаптивному повышению толерантности к низкой солености была обнаружена на молоди беломорских *L. saxatilis*, акклимированных к пониженной солености. После извлечения из выводковой сумки часть молоди начинает активно ползать и реагирует на раздражение, втягивая крышечку и герметизируя мантийную полость подобно взрослым животным. Молодые моллюски отличались меньшей толерантностью к опреснению внешней среды, чем взрослые особи (рис. 57) Пороговая концентрация, ниже которой у молоди происходило срабатывание изолирующего рефлекса, соответствовала солености порядка 18 ‰. При 10–16 ‰ количество активных моллюсков уменьшалось пропорционально снижению солености, а в диапазоне 0–8 ‰ все моллюски герметизировали мантийную полость. Сравнение данных с результатами опытов на взрослых литторинах, которые сохраняют 100%-ную активность при опреснении среды до 10–12 ‰, показывает, что молодь гораздо хуже переносит разбавление морской воды, чем взрослые моллюски. Кроме того, адаптивное увеличение их толерантности к низкой солености, вызванное предварительной акклимацией в течение 4 сут к солености 16 ‰, было весьма небольшим (рис. 57). В результате количество молоди, активной в воде низкой солености, оставалось намного меньшим, чем соответствующее число взрослых моллюсков. Одновременно с этим и пороговая соленость, при которой происходило срабатывание изолирующего рефлекса молоди, была гораздо выше, чем у взрослых литторин. По-видимому, способность к фенотипическим адаптациям и осмотическая толерантность претерпевают существенные изменения уже после рождения моллюсков. Кроме того, можно предполагать, что рождение молоди происходит при достаточно высокой солености, соответствующей ее осмотической толерантности.

Таким образом, у *L. saxatilis* степень эвригалинности в онтогенезе возрастает. Наиболее чувствительны к изменению солености эмбрионы и личинки, для нормального развития которых необходима соленость не ниже 15 ‰.

В связи с этим следует отметить, что *L. saxatilis* обладают способностью к осмотической регуляции содержимого выводковой сумки, благодаря которой они могут поддерживать осмолярность жидкости выводковой сумки на минимальном уровне, соответствующем солености

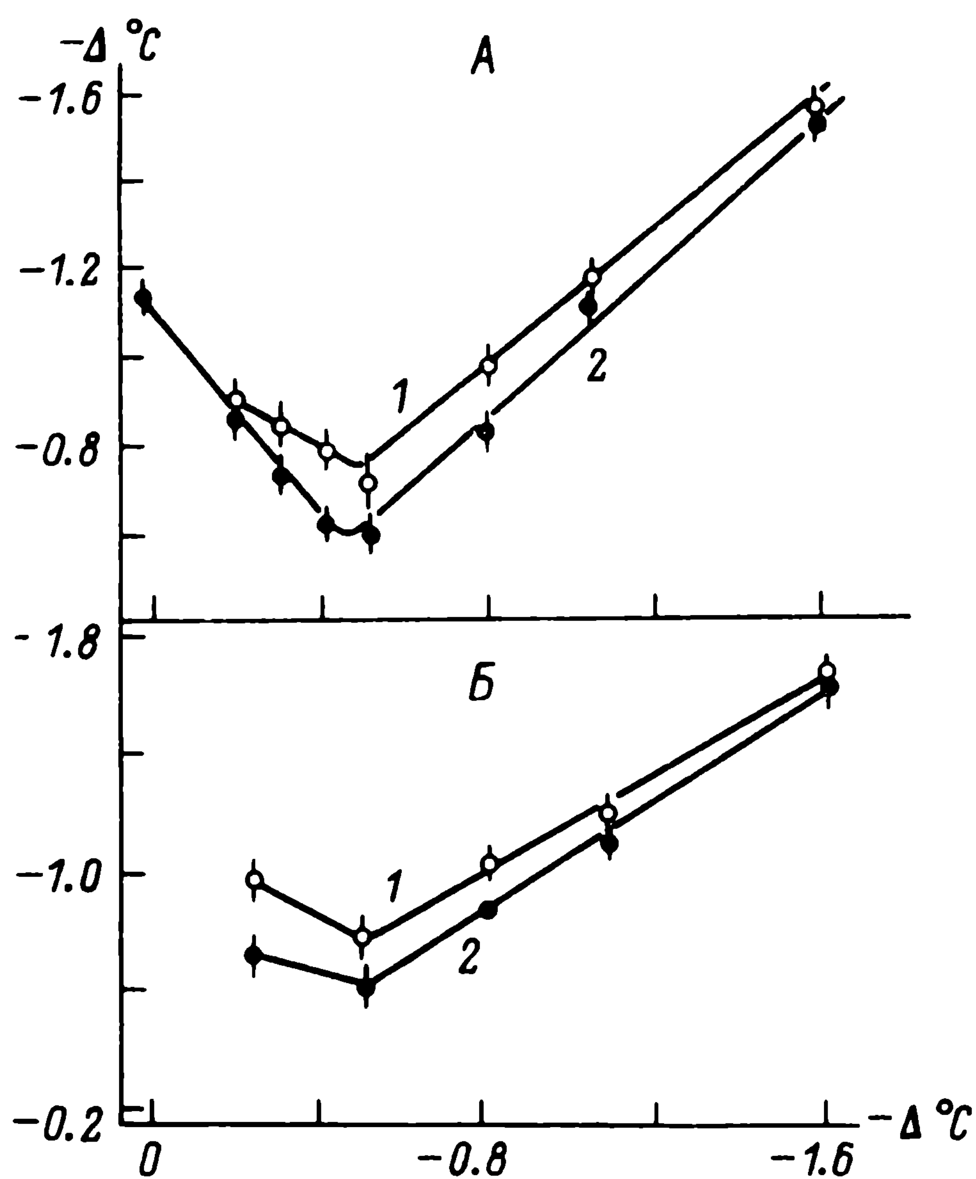


Рис. 58. Осмотическое давление содержимого выводковой сумки (*1*) и экстрависцеральной жидкости (*2*) *Littorina saxatilis*, акклимированных к различной солености в течение 24 ч (*А*) и 10 сут (*Б*) (Бергер, 1975б).

По оси ординат – депрессия точки замерзания внутренней среды, –°С; *по оси абсцисс* – депрессия точки замерзания морской воды, –°С.

14–16 ‰. Основанием для этого вывода служат результаты измерений депрессии точки замерзания содержимого выводковой сумки самок этого вида, акклимированных к воде различной солености, показавшие (Бергер, 1971а, 1971б, 1974, 1975б), что жидкость выводковой сумки гипертонична как по отношению к экстрависцеральной жидкости, так и по сравнению с внешней средой в пределах диапазона солености морской воды от 6–8 до 15–20 ‰ (рис. 58). Вне этих соленостей экстрависцеральная жидкость и содержимое выводковой сумки были изотоничны, а наблюдавшиеся между ними различия депрессии точки замерзания статистически недостоверны.

Наряду с этим исследованные жидкости не отличались ни между собой, ни от морской воды по содержанию в них ионов натрия (табл. 12). Концентрация этого иона была приблизительно одинакова с содержимым выводковой сумки, в экстрависцеральной жидкости и во внешней среде, независимо от того, в воде какой солености (12 или 25 ‰) содержались моллюски. Таким образом, обладая способностью к гипертонической регуляции содержимого выводковой сумки, самки *L. saxatilis* лишены возможности регулировать концентрацию ионов натрия. Следовательно, в основе обнаруженной осморегуляторной способности лежат иные, не Na-транспортирующие механизмы, как это имеет место у гомеосмотических организмов. В связи с этим можно предположить, что гипертония содержимого выводковой сумки достигается каким-то другим образом, например за счет повышенной концентрации органических веществ. Основанием для подобного предположения служат имеющиеся в литературе данные. В. В. Хлебович (1965) установил, что в матке живородящего пресноводного моллюска *Viviparus contectus* поддерживается осмотическое давление более высокое, чем в гемолимфе. В то же время в матке близкого вида *V viviparus* было отмечено (Алякринская, 1969) повышенное содержание белка. Сходным образом обеспечивается поддержание гиперосмотичности капсул с яйцами и эмбрионами моллюска *Physa acuta*. Повышенная осмотическая концентрация в этом случае также

Таблица 12

Концентрация натрия в морской воде, экстрависцеральной жидкости и содержимом выводковой сумки самок *Littorina saxatilis*, акклимированных в течение 22 сут к солености 12 и 25 ‰ (Бергер, 1975б, 1980)

Исследованная жидкость	Концентрация натрия, мэкв/л			
	12 ‰		25 ‰	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Морская вода	164±5	7	332±6	8
Экстрависцеральная жидкость	171±4	4	326±5	4
Содержимое выводковой сумки	158±5	3	330±5	3

создается благодаря увеличенному содержанию белка (Styczynska-Jurewich, 1972).

Аналогично этому у *Nucella lapillus* при снижении солености внешней среды сохраняется повышенная осмотическая концентрация жидкости яйцевых капсул, превышающая наружную концентрацию на 20%. Гиперосмотичность внутрикапсулярной жидкости обусловлена наличием различных высокомолекулярных соединений (Pechenik, 1983).

Таким образом, повышение осмотической концентрации жидкости специализированных отделов половой системы самок и содержимого яйцевых капсул моллюсков за счет онкотической компоненты является, по-видимому, довольно распространенным случаем „заботы о потомстве", обеспечивающим защиту ранних стадий онтогенетического развития (эмбрионов и личинок) этих животных от действия гипотонии. Способность моллюсков поддерживать осмотическую концентрацию содержимого выводковой сумки на достаточно высоком уровне обеспечивает, очевидно, оптимальные условия для эмбрионального и личиночного развития и является одной из адаптаций, обусловливающих эвригалинность *L. saxatilis*. В связи с этим следует также подчеркнуть, что аналогичные способы заботы о потомстве описаны и для других беспозвоночных, например, для некоторых солоноватоводных и морских ракообразных (Бобович, 1968; Виноградов, 1976; Аладин, 1979).

Необходимо, однако, отметить, что регуляция осмотической концентрации содержимого выводковой сумки несовершенна и обеспечивает оптимизацию условий развития эмбрионов и личинок лишь в том случае, когда соленость не опускается на длительный срок ниже 6‰ (Бергер, 1971а, 1975б). Очевидно, что подобной адаптации оказывается недостаточно при экстремальном и продолжительном опреснении внешней среды, приводящем к снижению плодовитости или даже к гибели моллюсков (Матвеева, 1974).

Эксперименты, выполненные на другом виде беломорских литторин – *L. obtusata* (Бергер, Кузьмин, 1978), показали, что эмбриональное и начальные этапы личиночного развития заканчивались при солености 17–26‰ за 3 сут. При солености 15‰ на это требовалось 7–8 сут. При более низкой солености (10‰) наблюдались нарушения дробления

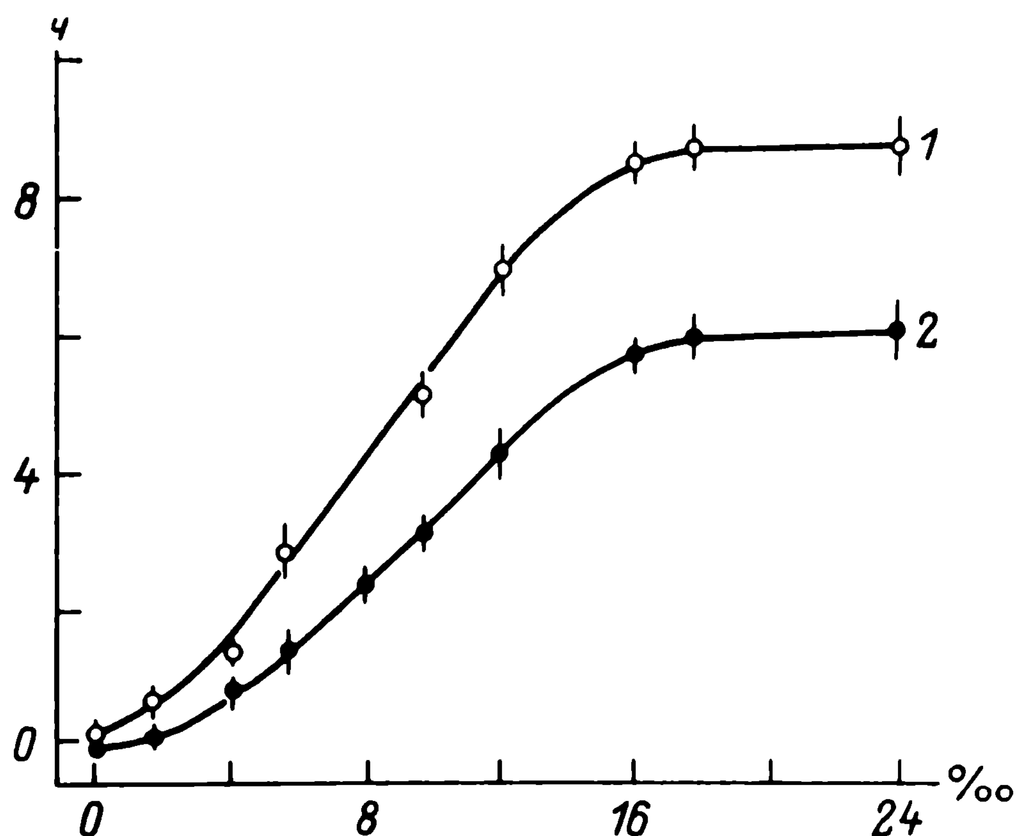


Рис. 59. Длительность выживания сперматозоидов *Littorina obtusata* в воде различной солености (Бергер, Кузьмин, 1978).

По оси ординат – выживаемость спермиев, ч; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – сперматозоиды с „питающими" клетками; *2* – свободные спермии.

прекращавщегося на стадии 8–16 бластомеров. Через 2 сут зародыш распадался на отдельные бластомеры. Подвижные велигеры формировались в контрольных условиях (26 ‰) через 7 сут. При солености 17 и 20 ‰ на это требовалось 10–11 сут, а при 15 ‰ – 19 сут. Сформированная молодь литторин разрывала яйцевые оболочки и выходила из кладки через 27 и 29 сут при солености соответственно 22–26 и 20 ‰. При солености 17 ‰ появление активных сформированных литторин было отмечено только через 65 сут, однако выхода из кладок не происходило и в более поздние сроки. Полученные данные позволяют считать, что для нормального развития этого вида беломорских моллюсков необходима соленость не ниже 17–18 ‰.

Более сильное снижение солености (ниже 16 ‰) вызывало сокращение времени переживания сперматозоидов *L. obtusata* (рис. 59). Обращает на себя внимание различие абсолютных величин переживания свободных сперматозоидов и гамет, головки которых находятся внутри скопления „питающих" клеток. На первый взгляд может показаться, что свободные спермии, живущие более короткое время, обладают и меньшей устойчивостью к опреснению среды, чем сперматозоиды, находящиеся внутри скопления „питающих" клеток. Однако, как отмечалось (Бергер, Хлебович, 1977), использование абсолютного времени переживания в качестве единственного критерия устойчивости к абиотическим факторам среды в ряде случаев приводит к серьезным ошибкам. В экспериментах с изолированными клетками, гаметами и личинками следует в качестве критерия устойчивости использовать иной показатель: отношение времени переживания объекта в опыте (t_0) к продолжительности его жизни в контрольных условиях ($t_к$). Сравнение, проведенное таким образом, показало (табл. 13) хорошую сходимость величин устойчивости к низкой солености у сперматозоидов обеих групп. Очевидно, что большее время переживания сперматозоидов, находящихся внутри скопления „питающих" клеток, свидетельствует не об их более высокой устойчивости к абиотическим факторам, в данном случае к солености, а является, по-видимому, отражением дополнительных энергетических ресурсов, поступающих к спермиям от „питающих" клеток и обеспечивающих им способность к более продолжительному периоду активного движения.

Таблица 13

Изменение относительного показателя устойчивости $(t_0/t_к)$ спермиев *Littorina obtusata* к воде различной солености (Бергер, Кузьмин, 1978)

Соленость, ‰	Свободные спермии	Спермии с „питающими" клетками	Соленость, ‰	Свободные спермии	Спермии с „питающими" клетками
0	0.01	0.01	10	0.53	0.55
2	0.05	0.06	12	0.79	0.82
4	0.14	0.16	16	0.99	0.99
6	0.26	0.30	18	1.02	0.98
8	0.42	–	25	1.00	1.00

Эксперименты, выполненные на других беломорских моллюсках (Бергер, Кузьмин, 1978), показали, что у *L. littorea* дробление, эмбриональное и ранние этапы личиночного развития протекали нормально при солености 15 ‰ и выше и угнетались при более низкой солености. В контрольных условиях и при солености 20 ‰ формирование велигеров заканчивалось на 3–4-е сут, а при 17 ‰ – на 10-е сут. Велигеры покидали кладку задолго до метаморфоза. В контроле это происходило на 5-е сут, при 20 ‰ – через 8 сут, а при 15 и 17 ‰ – через 14–15 сут. Таким образом, для нормального развития беломорских *L. littorea* требуется соленость не ниже 15 ‰.

Начальные этапы развития *Epheria vincta*, оканчивающиеся формированием велигеров, протекали нормально в диапазоне от 10 до 26 ‰. При низкой солености (10–17 ‰) они заканчивались через 13 сут, тогда как при 20–26 ‰ на это уходило 7–6 сут. Велигеры *E. vincta* также выходят их кладки в морскую воду задолго до метаморфоза. В воде достаточно высокой солености (20–26 ‰) их выход наблюдался через 14–15 сут, а при 15–17 ‰ – через 21–22 сут. При солености 10 ‰ велигеры вообще не покидали кладок и, кроме того, среди них в большом количестве встречались уродливые личинки. Таким образом, нормальное развитие *E. vincta* невозможно при солености ниже 15 ‰.

В воде высокой солености начальные этапы развития *Margarites helicinus* заканчивались довольно быстро. Уже через 4 сут в воде соленостью 17–26 ‰ было отмечено появление подвижных велигеров. При 15 ‰ этот процесс затягивался до 6 сут, а при более низкой солености велигеры вообще не образовывались. Раковина моллюсков формировалась при 17–26 ‰ через 7 сут после начала дробления, а при 15 ‰ – через 9 сут. Молодь покидала кладки через 15–16 сут при солености 20–26 ‰. При более низких концентрациях морской воды наблюдения были к этому времени прекращены из-за гибели кладок моллюсков вследствие загнивания субстрата (кусочков водорослей), на котором они находились. Можно, однако, считать, что у этого вида процессы развития могут протекать при солености не менее 15 ‰.

Таким образом, полученные данные показывают, что чувствительность моллюсков к изменениям солености, в частности к ее уменьшению,

меняется в течение индивидуального развития. Минимальной резистентностью и толерантностью к низкой солености характеризуются эмбрионы и личинки моллюсков, обладающие также более ограниченными по сравнению со взрослыми формами потенциями к фенотипическим соленостным адаптациям. В связи с этим существенное значение в комплексе приспособлений, обеспечивающих эвригалинность морских моллюсков, имеют адаптации, направленные на стабилизацию соленостных условий эмбрионального и личиночного развития. Среди них следует особо отметить способность к регуляции осмотической концентрации содержимого выводковой сумки, обнаруженную у одного из наиболее эвригалинных видов – яйцеживородящего моллюска *L. saxatilis*.

Помимо этого оптимизация условий, в которых протекают начальные этапы онтогенеза, может достигаться и с помощью ряда других способов „заботы о потомстве", например путем нерестовых миграций моллюсков в места обитания с более благоприятными условиями. К таким случаям следует отнести, в частности, перемещение в период нереста ряда литоральных моллюсков в более глубокие зоны моря (Fretter, Graham, 1962; Матвеева, 1974 и др.). В результате процессы размножения, а также развитие эмбрионов и личинок, отличающихся ограниченными адаптационными потенциями, происходят в условиях более стабильных в отношении изменчивости абиотических факторов. Как было показано выше, молодь исследованных моллюсков также более чувствительна к изменениям солености, в частности к ее снижению, чем взрослые формы. Расширение диапазона осмотической толерантности молоди моллюсков до дефинитивных размеров происходит уже после метаморфоза и выхода из кладок или из материнского организма (*L. saxatilis*). Аналогичные изменения отмечены и при исследовании осмотической резистентности моллюсков разного возраста и размера.

Устойчивость *L. littorea* из Белого моря к пресной воде варьирует в зависимости от их размеров: более крупные особи дольше переживают в пресной воде, чем мелкие (Бергер, 1976а). Сходные данные получены и на других моллюсках: *Thais floridana* (Schechter, 1943) и *Nassarius obsoletus* (Bergmann, Graham, 1975). Крупные экземпляры оказались более устойчивыми к пресной воде или к низкой солености, чем мелкие.

При этом особи большего возраста и массы сохраняют и более высокий уровень осмолярности внутренней среды на протяжении всего

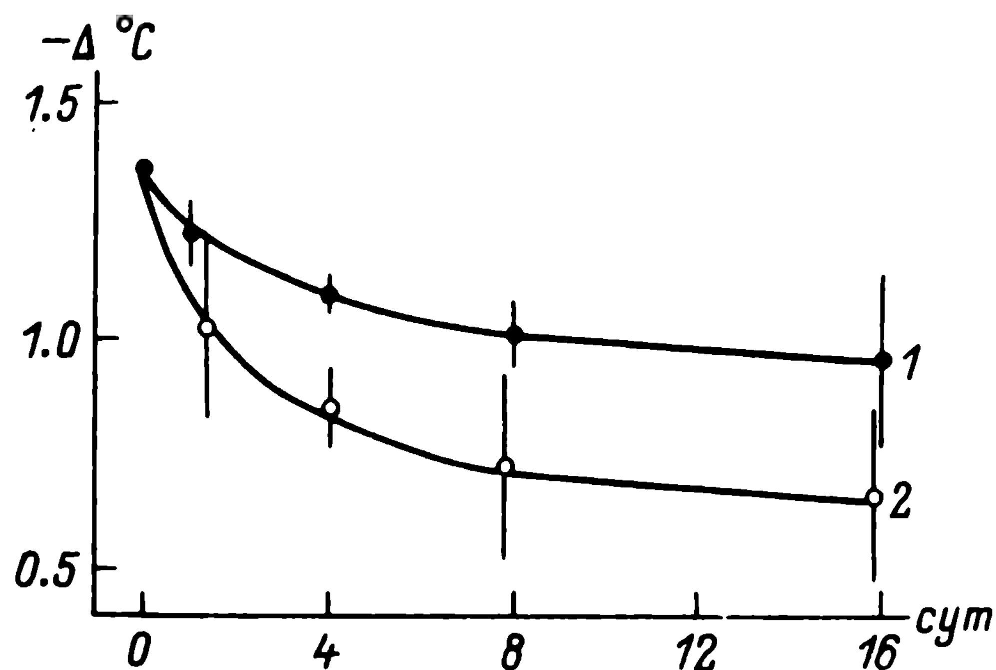


Рис. 60. Изменение осмотической концентрации экстрависцеральной жидкости *Littorina littorea*, помещенных в пресную воду (Бергер, 1976а).

По оси ординат – депрессия точки замерзания экстрависцеральной жидкости, –°C; *по оси абсцисс* – время пребывания в пресной воде, сут. *1* – моллюски с высотой раковины 24 мм и шириной 21 мм; *2* – моллюски с высотой раковины 12 мм и шириной 10 мм.

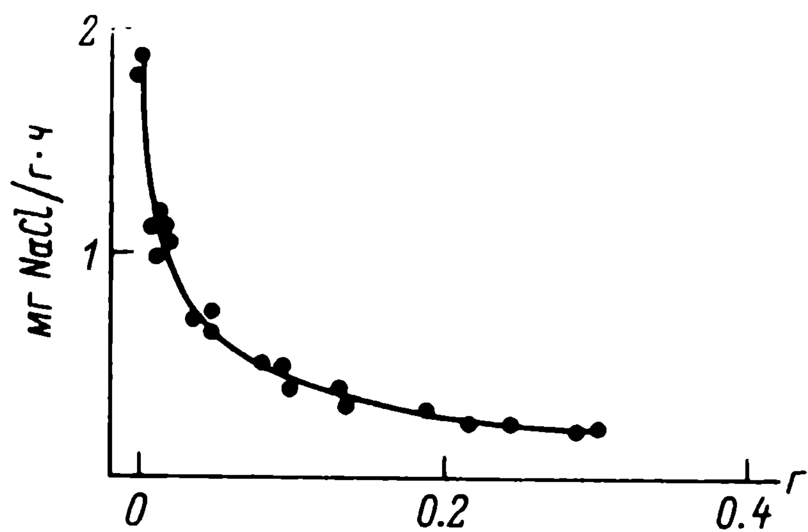


Рис. 61. Скорость потери солей *Littorina saxatilis* разной массы (Бергер, 1976а).

По оси ординат – скорость потери солей, мг NaCl/г · ч; *по оси абсцисс* – масса, г.

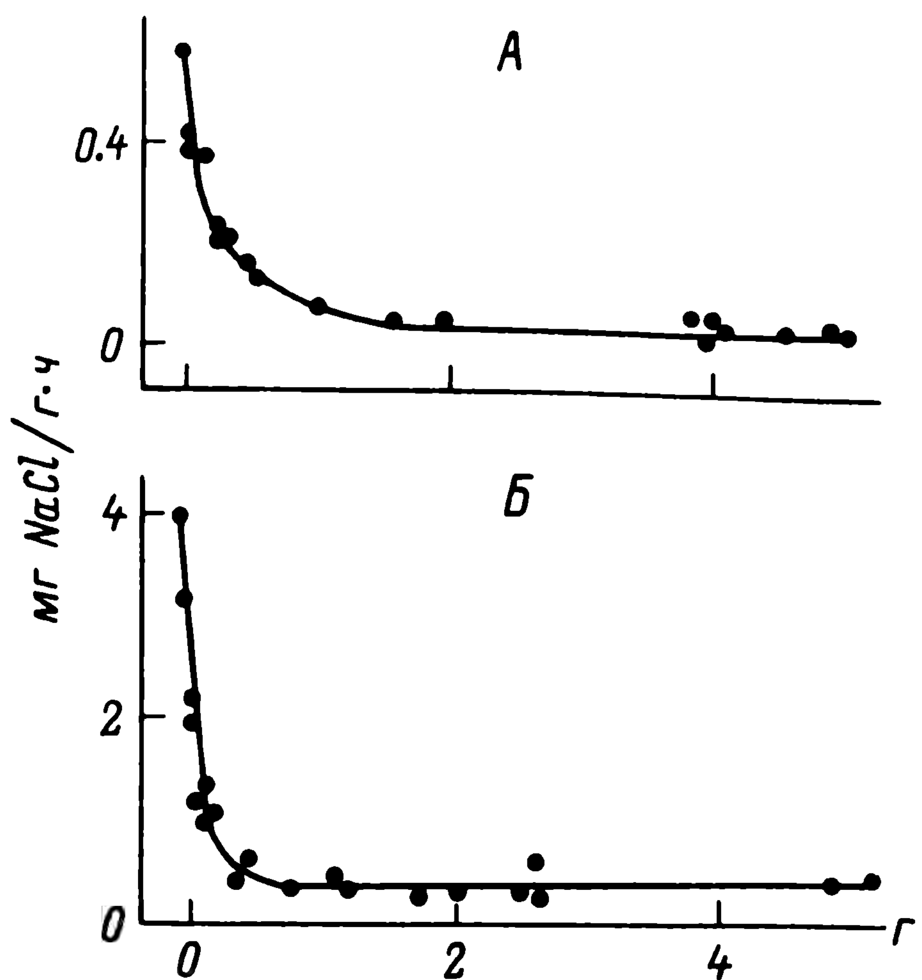


Рис. 62. Скорость потери солей у беломорских моллюсков *Littorina littorea (А)* и *Mytilus edulis (Б)* разной массы (Бергер, 1976а; Бергер, Луканин, 1979).

Остальные обозначения как на рис. 61.

периода пребывания моллюсков в пресной воде (рис. 60). Повышенная эффективность их факультативной псевдоосморегуляции достигается за счет более совершенной герметизации мантийной полости.

Скорость потери солей, отнесенная к массе, уменьшается при увеличении массы подопытных моллюсков (рис. 61, 62). По достижении какой-то определенной массы, различной у исследованных видов, скорость потери солей почти перестает уменьшаться по мере дальнейшего прироста массы. Наиболее наглядно это видно по данным экспериментов, выполненных на мидиях, у которых такой переломный уровень соответствовал массе тела порядка 0.1–0.2 г (рис. 62).

На основании этих данных становится понятным, почему в одинаковых условиях более крупные моллюски (рис. 60) сохраняют более высокое осмотическое давление экстрависцеральной жидкости. Причина этого кроется, по-видимому, в том, что с увеличением массы и размеров организма его относительная поверхность уменьшается, что приводит к снижению уровня потери солей и эндоосмоса воды.

На основании этих данных можно также ожидать, что наиболее значительные изменения эффективности факультативной псевдоосморегуляции моллюсков, а следовательно, и их устойчивости к экстремально низкой солености должны происходить у самых мелких особей, у которых скорость потери солей наиболее резко падает с увеличением размеров. Это предположение подтверждается результатами экспериментов, согласно которым (рис. 63) устойчивость моллюсков к пресной воде стабилизировалась на довольно высоком уровне только по достижении ими определенной массы, дальнейшее увеличение которой не влияло на продолжительность переживания. Сопоставление данных, представленных

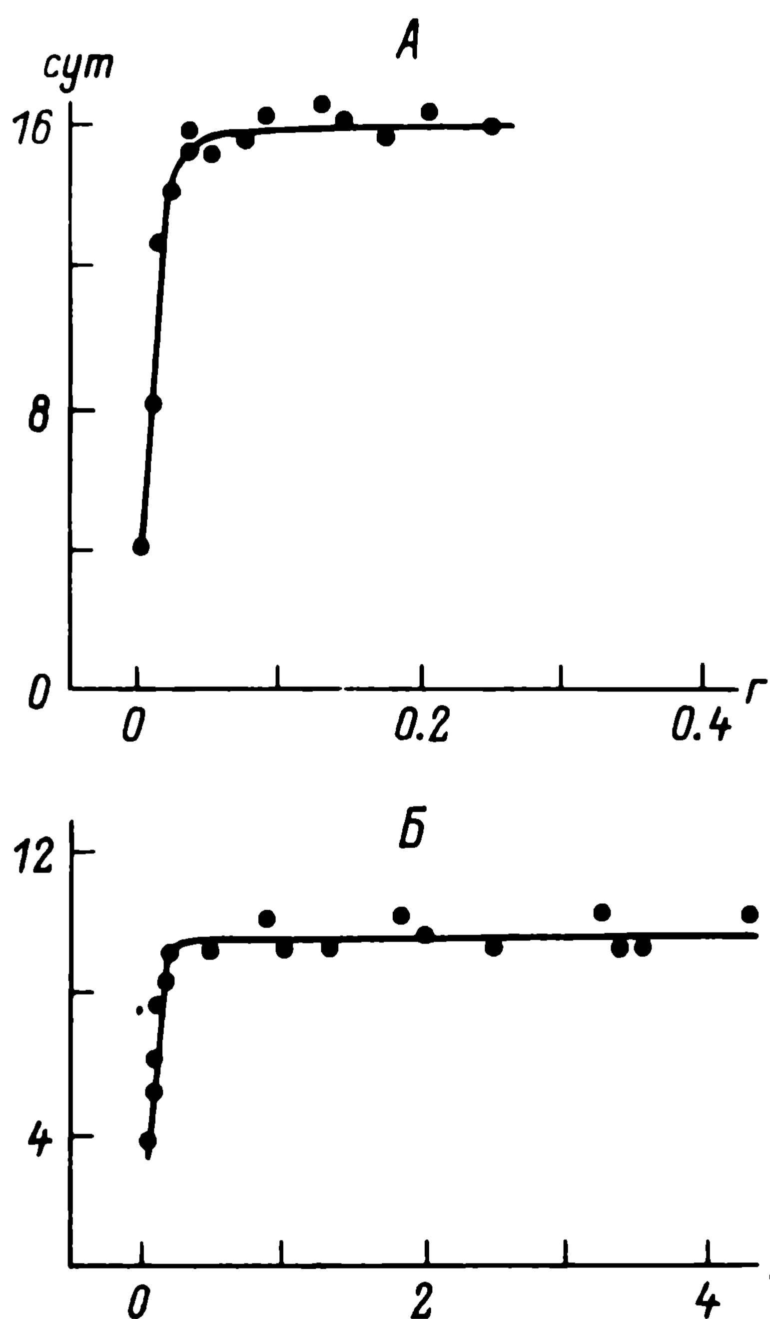


Рис. 63. Изменение устойчивости к пресной воде *Littorina saxatilis (А)* и *Mytilus edulis (Б)* разной массы (Бергер, Луканин, 1979).

По оси ординат – выживаемость, сут; *по оси абсцисс* – масса, г.

на рис. 62 и 63, позволяет также сделать вывод о том, что пониженная устойчивость моллюсков, масса которых была ниже „критического" уровня, различного у отдельных видов, обусловлена слишком большой скоростью потери солей и соответствующим быстрым снижением осмотической концентрации внутренней среды. Подтверждением этому могут служить наши данные о том, что мелкие экземпляры *L. littorea* погибали в дистиллированной воде через 5–6 сут. При этом депрессия их экстрависцеральной жидкости равнялась – 0.32 ± 0.04 °С, что эквивалентно солености около 6 ‰. У более крупных особей, теряющих относительно гораздо меньшее количество солей и обладающих в силу этого более совершенной факультативной псевдоосморегуляцией, гибель в пресной воде наблюдается гораздо позже (на 19–21 сут) и, как отмечалось выше (рис. 60), при значительно более высокой осмолярности внутренней среды. Сходным образом менялась и устройчивость исследованных моллюсков к обсыханию (рис. 64). При достижении моллюсками определенных размеров, возраста и массы, специфичных для каждого из исследованных видов, устойчивость к обсыханию, повышающаяся с увеличением массы у более мелких животных, перестает изменяться по мере дальнейшего прироста.

Таким образом, приведенные данные позволяют сделать вывод о том, что молодь исследованных моллюсков имеет низкую устойчивость к экстре-

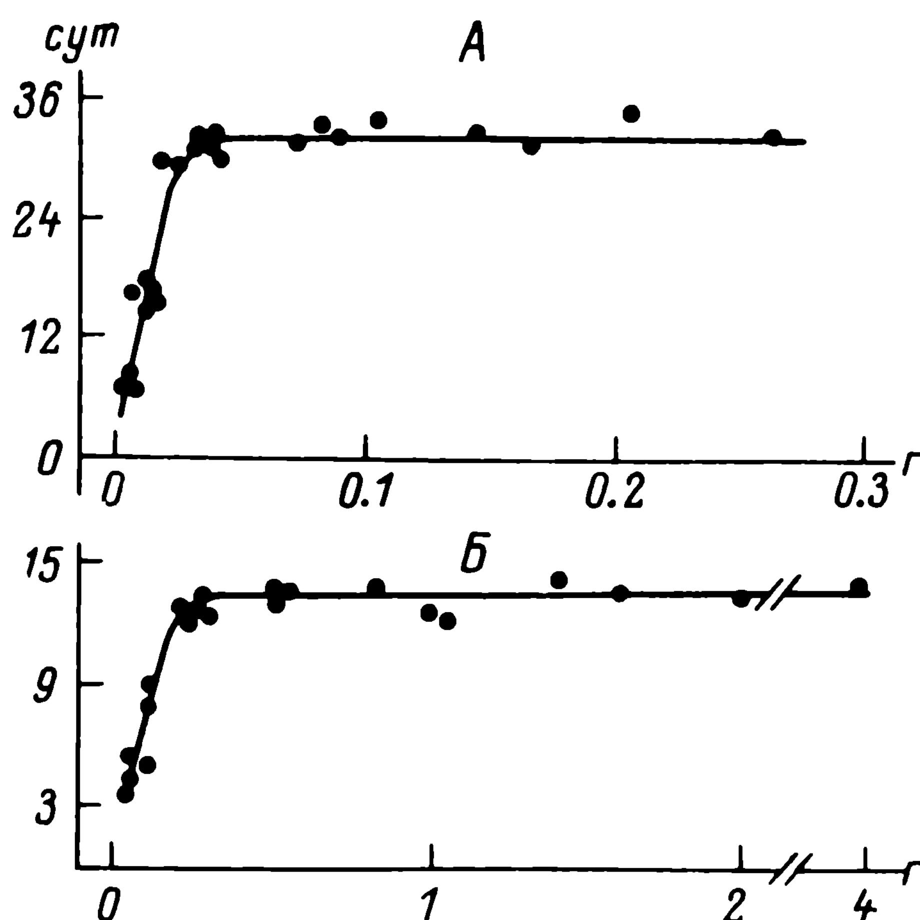


Рис. 64. Изменение устойчивости к обсыханию *Littorina saxatilis (А)* и *Mytilus edulis (Б)* разной массы (Бергер, Луканин, 1979).

Обозначения как на рис. 63.

Таблица 14

Возрастной состав популяции беломорских *Littorina saxatilis* (по данным Матвеевой, 1974)

Возраст, годы	Доля моллюсков, % от общей численности особей данного возраста		Возраст, годы	Доля моллюсков, % от общей численности особей данного возраста	
	верхний горизонт литорали	средний и нижний горизонты литорали		верхний горизонт литорали	средний и нижний горизонты литорали
0+	10	90	5+	82	18
1+	34	66	6+	100	0
2+	81	19	7+	100	0
3+	75	25	8+	100	0
4+	78	22			

Таблица 15

Возрастной состав популяции *Mytilus edulis* различных горизонтов литорали Иванова-наволока (губа Чупа, Кандалакшский залив Белого моря) (по данным Луканина, Лангуева, 1980)

Возраст, годы	Доля моллюсков, % от общей численности особей данного возраста		
	верхний горизонт литорали	средний горизонт литорали	нижний горизонт литорали и верхняя сублитораль
1+	1	6	93
2+	2	18	80
3+	13	43	44
4+	24	48	28
5+	27	68	5
6+	32	68	0

мально низкой солености и к продолжительности обсыхания, а также обладает недостаточно эффективной изолирующей реакцией. В дальнейшем по мере роста моллюсков эти показатели достигают более высокого дефинитивного уровня. При этом „критические" размерно-возрастные показатели, выше которых в ходе онтогенеза не наблюдалось дальнейшего увеличения устойчивости моллюсков, специфичны для исследованных видов. У беломорских мидий критической величиной является масса порядка 50–150 мг, у *L. saxatilis* – 20–30 мг. По нашим наблюдениям, моллюски исследованных популяций имели такую массу на 2–3-й год жизни.

Анализ возрастной структуры популяций моллюсков, собранных на разных горизонтах литорали в Белом море, показывает (табл. 14, 15), что сеголетки и годовики моллюсков (возраст 0+, 1+), имеющие размеры меньше указанных „критических" величин, составляют основную массу выборки животных из верхней сублиторали и нижнего горизонта

литорали. Особи старше 2–3-летнего возраста обитают преимущественно в верхних (*L. saxatilis*) и средних (*M. edulis*) горизонтах литорали.

Таким образом, исследованные моллюски располагаются в различных вертикальных зонах моря в соответствии со своими адаптивными потенциями. Молодь, имеющая ограниченные возможности приспособления к изменениям солености и, по-видимому, других абиотических факторов среды, обитает преимущественно в верхней сублиторали, где не так сильно сказывается воздействие на организм колебаний солености и обсыхания. Взрослые особи, обладающие максимальной осмотической устойчивостью и толерантностью, составляют основную часть населения более высоких горизонтов осушной зоны, характеризующихся меньшей стабильностью гидрологического режима.

Глава 6

ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ МОЛЛЮСКОВ, ОБИТАЮЩИХ В МЕСТАХ С РАЗЛИЧНЫМ СОЛЕНОСТНЫМ РЕЖИМОМ

Две относительно независимые системы приспособления морских моллюсков к различным по величине изменениям солености среды обитания обеспечивают этим животным разные адаптивные потенции. Реализация последних зависит, очевидно, не только от сформированности указанных систем, но и от конкретной экологической ситуации в том или ином месте обитания, биотических связей в рассматриваемых экосистемах и ряда других причин. В связи с этим необходимо проанализировать некоторые важнейшие экологические характеристики исследуемых организмов, исходя из представлений о принципиальных отличиях осмотической резистентности и толерантности моллюсков.

6.1. Сезонные изменения адаптивных реакций

Данные, приведенные выше, свидетельствуют о возможности значительных адаптивных преобразований реакции моллюсков на изменения солености среды, являющихся следствием их акклимации в лаборатории в условиях однофакторных экспериментов. Возникает, однако, вопрос о том, наблюдаются ли подобные изменения не только в эксперименте, но и в природе.

Как известно (Дерюгин, 1928; Кузнецов, 1960; Зенкевич, 1963, и др.), в поверхностных слоях воды в Белом море наблюдаются значительные колебания солености. Эта особенность гидрологического режима наиболее ярко проявляется в различных заливах и губах Белого моря, в которых соленость поверхностных слоев воды может снижаться в паводковый период (апрель–май) до 10–15 ‰, а в отдельные годы и до более низких величин (Русанова, 1963; Максимова, 1967; Русанова, Хлебович, 1967; Бергер, 1976а, и др.).

Эксперименты по изучению влияния сезонных изменений солености на особенности изолирующей реакции беломорских моллюсков показали, что гидробии и литторины (*Littorina obtusata*), собранные в июне 1970 г. в губе Чупа (Белое море) при солености 9.8–14.5 ‰ и перенесенные в лабораторные условия, где исследовалась активность моллюсков в разбавленной морской воде соленостью 6–10 ‰, характеризуются значительно большей толерантностью к разбавленной морской воде, чем животные, собранные осенью при солености 25–26 ‰ (табл. 16).

Таблица 16

Осмотическая толерантность беломорских моллюсков, собранных весной и осенью 1970 г. (Бергер, 1976а)

Вид	Сезон	Температура воды, °C	Соленость воды в местах сбора материала, ‰	Количество моллюсков, активных в воде различной солености, %					
				6 ‰		8 ‰		10 ‰	
				M±m	n	M±m	n	M±m	n
Hydrobia ulvae	Весна	6.8–7.3	9.8–11.3	8±2	5	20±3	5	94±3	5
	Осень	7.4–7.7	25–26	0	5	0	5	30±3	5
Littorina obtusata	Весна	7.1–7.2	14.3–14.5	7±2	5	38±4	6	97±3	5
	Осень	7.5–7.6	25–26	0	6	20±5	5	41±4	5

Более систематические наблюдения над сезонными изменениями параметров изолирующей реакции *L. obtusata* и *Hydrobia ulvae* были выполнены в 1972–1974 гг. Результаты экспериментов показывают, что реакция моллюсков на понижение солености среды испытывает значительные сезонные изменения. Начиная с конца февраля–марта количество животных, активных в разбавленной морской воде, резко увеличивалось, достигнув максимальных величин в мае–июне 1973 г. (рис. 65, 66). В этот период практически все подопытные животные были активны при солености 10–12 ‰, тогда как в зимнее время (декабрь–январь) моллюски, помещенные в подобные условия, закрывали раковину крышечкой и оставались неподвижными. Начиная с июня наблюдалось постепенное уменьшение количества активных моллюсков в воде пониженной солености. При этом величины тестируемого показателя, близкие к зимнему уровню 1972 г., были достигнуты в ноябре–декабре 1973 г.

Увеличение толерантности моллюсков к низкой солености, наблюдающееся в период весеннего распреснения поверхностных слоев воды, отмечено и по изменению интенсивности дыхания. Скорость потребления кислорода беломорскими моллюсками *L. obtusata* в воде пониженной солености (10, 15 и 20 ‰) резко увеличивалась в весенне-летний период и снижалась осенью и зимой (рис. 67).

Результаты измерений солености и температуры в местах сбора материала (рис. 68) показывают, что соленость воды снижалась в весенний период, достигнув в мае–июне 1973 г. минимальных величин – 12–14 ‰. Температура воды, остававшаяся в зимнее время на уровне 0–1 °C, повысилась летом до 16–17 °C (август 1973 г.), а затем (сентябрь–ноябрь) снова резко понизилась.

Сопоставив эти данные с результатами исследования сезонных изменений отношения литторин к солености, можно, по-видимому, заключить, что максимальное снижение чувствительности моллюсков к опреснению совпадает по срокам с наибольшим падением солености (до 12–13 ‰), наблюдавшимся в местах сбора материала в мае 1973 г.

Увеличение толерантности моллюсков к низкой солености не может быть объяснено влиянием температуры или совместным действием двух

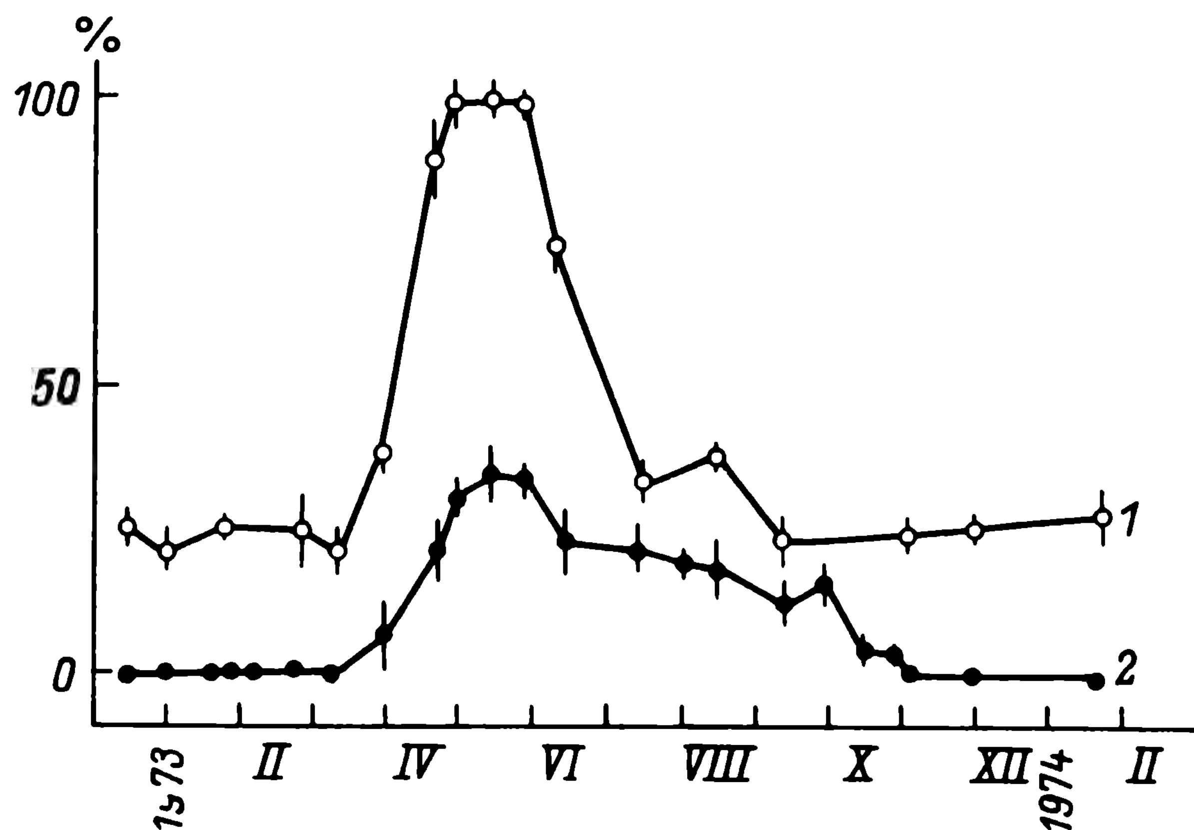


Рис. 65. Сезонные изменения количества *Hydrobia ulvae*, активных в воде соленостью 12 ‰ *(1)* и 8 ‰ *(2)* (Бергер, 1980).

По оси ординат – количество активных моллюсков, %; *по оси абсцисс* – даты.

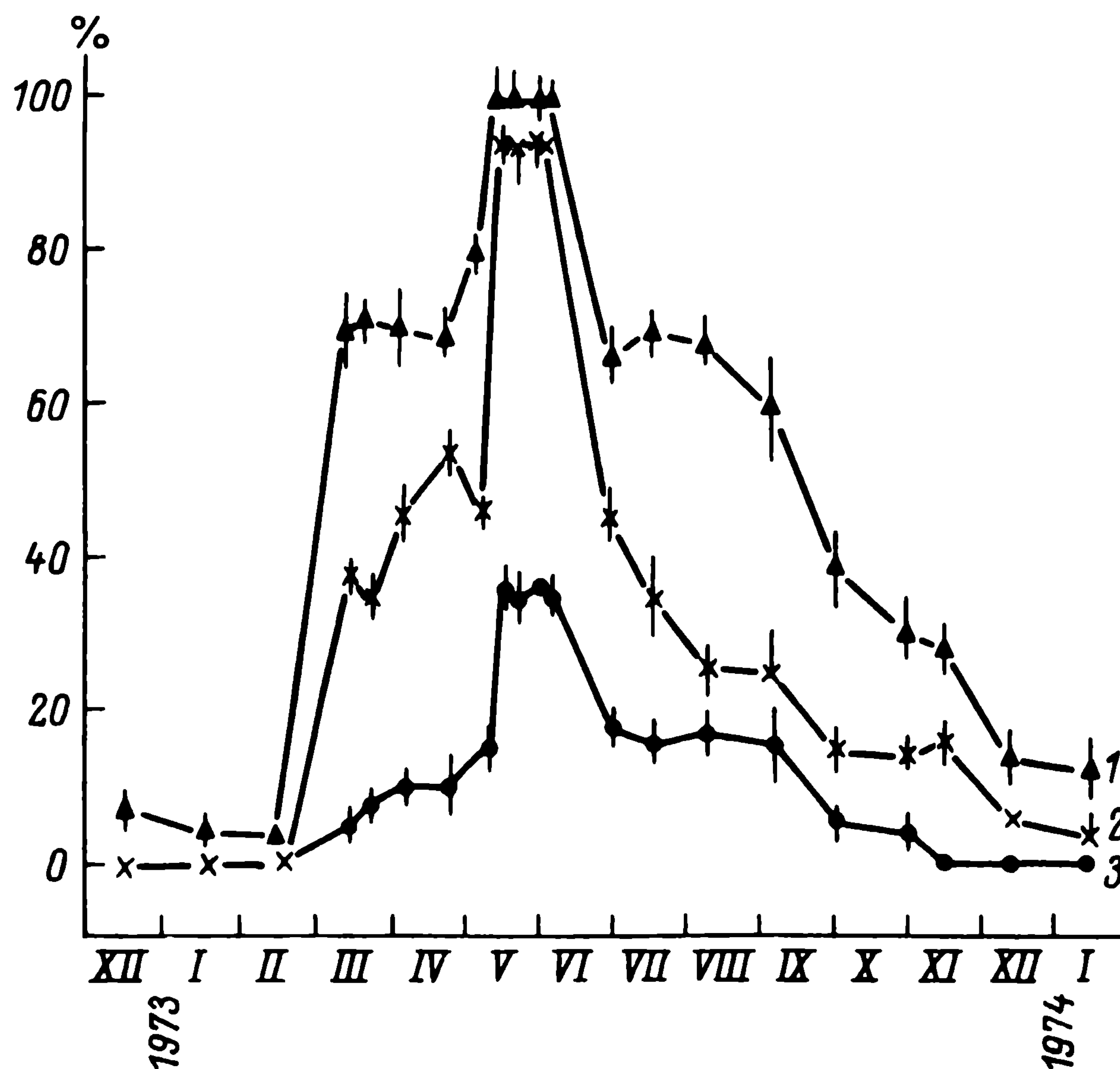


Рис. 66. Сезонные изменения количества *Littorina obtusata*, активных в воде соленостью 12 ‰ *(1)*. 10 ‰ *(2)* и 8 ‰ *(3)* (Бергер, 1976б).

Остальные обозначения как на рис. 65.

факторов – температуры и солености. Как показывает сопоставление полученных данных с результатами измерения температуры воды, максимальная толерантность исследованных моллюсков к низкой солености наблюдалась в мае 1973 г. при низкой температуре воды (0–1 °С). Увеличение температуры сопровождалось уменьшением количества актив-

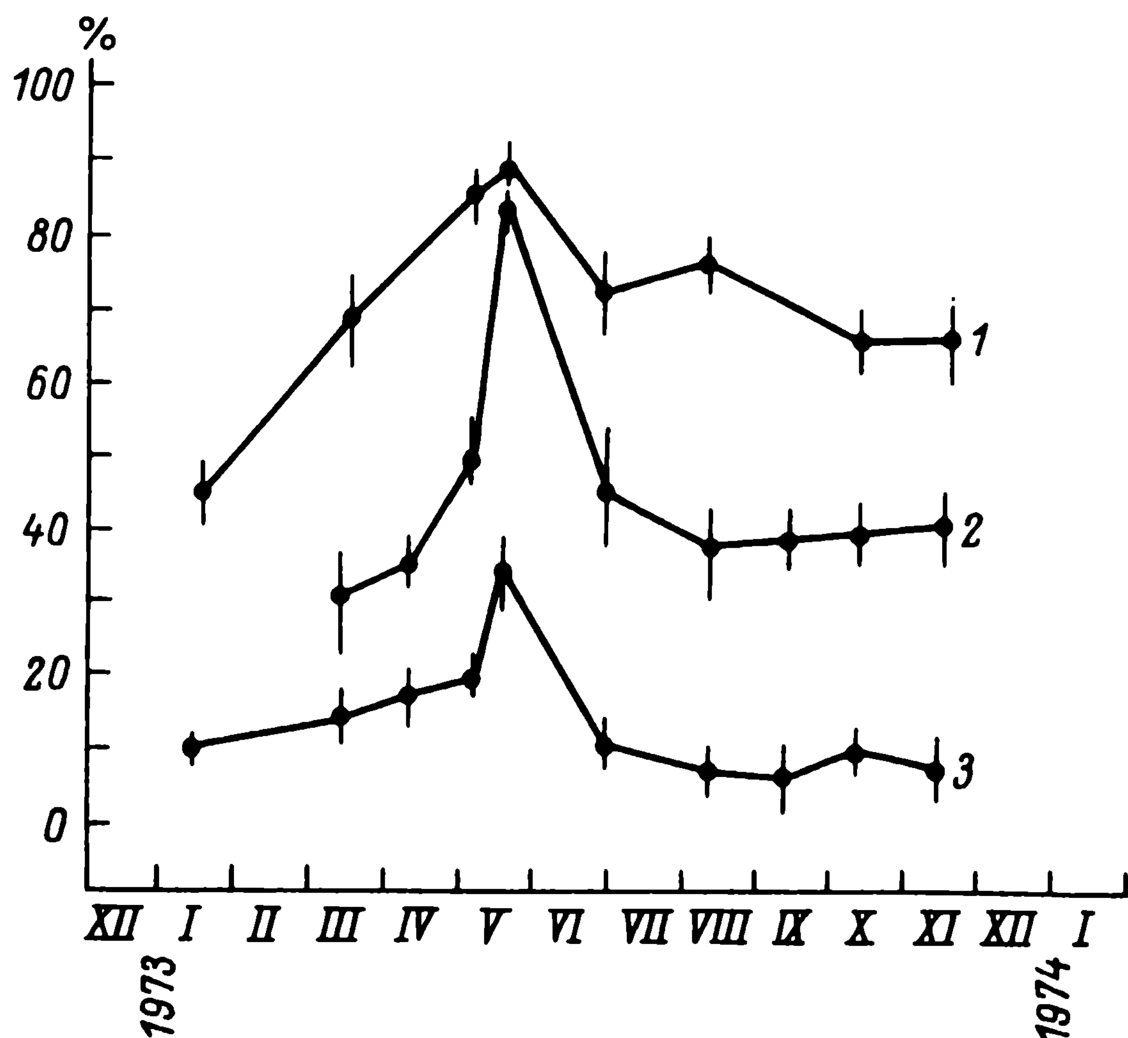


Рис. 67. Сезонные изменения интенсивности дыхания *Littorina obtusata* в воде соленостью 20 ‰ *(1)*, 15 ‰ *(2)* и 10 ‰ *(3)* (Бергер, 1976б).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, % от контроля (25 ‰); *по оси абсцисс* – даты.

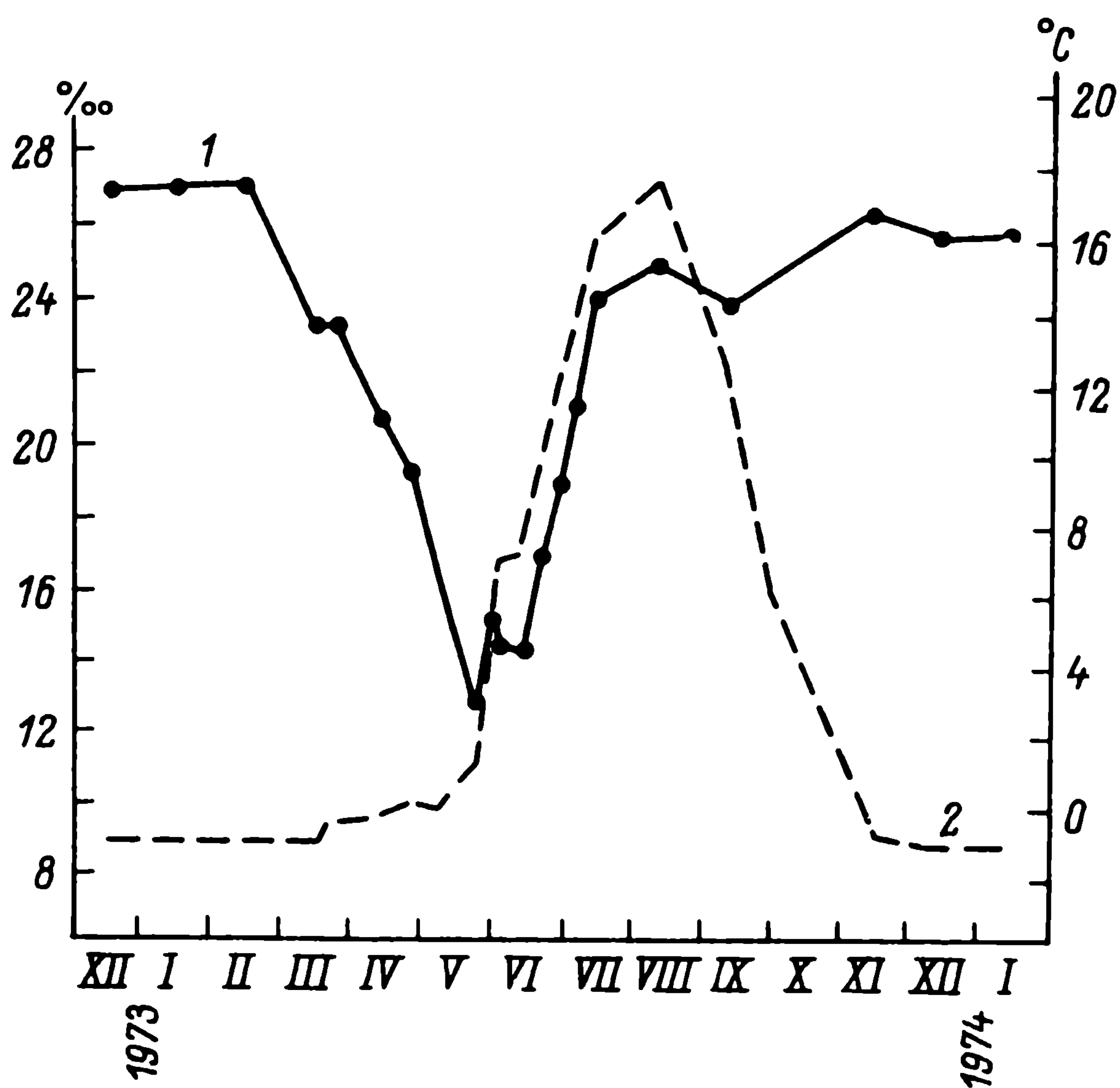


Рис. 68. Сезонные изменения солености *(1)* и температуры *(2)* воды в местах сбора материала (Бергер, 1976б).

По оси ординат: слева – соленость, ‰. *справа* – температура,°С; *по оси абсцисс* – даты.

Таблица 17

Устойчивость клеток беломорских мидий *Mytilus edulis* в различные сезоны года (Бергер, 1980)

Дата сбора моллюсков	Температура (°С) и соленость (‰) воды в местах сбора	Время окончательной остановки биения ресничек жаберного эпителия, мин ($M \pm m$) после снижения солености до	
		2 ‰	4 ‰
3 декабря 1974 г.	–0.2; 26.9	17±4	39±5
14 мая 1975 г.	2.5; 14.2	1518±86	2872±144
21 августа 1975 г.	12.7; 25.6	19±4	37±4
19 ноября 1975 г.	1.0; 26.6	20±3	41±3

ных моллюсков и снижением интенсивности дыхания. Можно было бы предположить, что изменение температуры – фактор, который наряду с повышением солености действует угнетающе на исследованных моллюсков. Примеров подобного модифицирующего влияния других абиотических факторов среды довольно много (см., например, Kinne, 1971). Однако в данном случае такое предположение оказывается неверным, если учесть, что высокая чувствительность литторин к опреснению среды наблюдалась не только летом и в начале осени при повышенной температуре (10–17 °С), но и в зимнее время при снижении температуры воды до –1 °С. Таким образом, можно заключить, что сезонные изменения чувствительности литторин к солености, адекватные экологической ситуации в водоеме, – следствие приспособления моллюсков к солености среды обитания. Вполне возможно, что наравне с соленостью на подобные адаптивные функциональные перестройки могут влиять и другие факторы среды. Однако соленость является, очевидно, ведущим фактором в данного рода изменениях осмотической толерантности моллюсков.

Сезонные изменения реакции клеток моллюсков на снижение солености были исследованы в экспериментах, выполненных на изолированных жабрах другого беломорского литорального моллюска *Mytilus edulis*. Устойчивость клеток этих животных к низкой солености значительно увеличивается в период весеннего опреснения поверхностных слоев воды в Белом море (табл. 17).

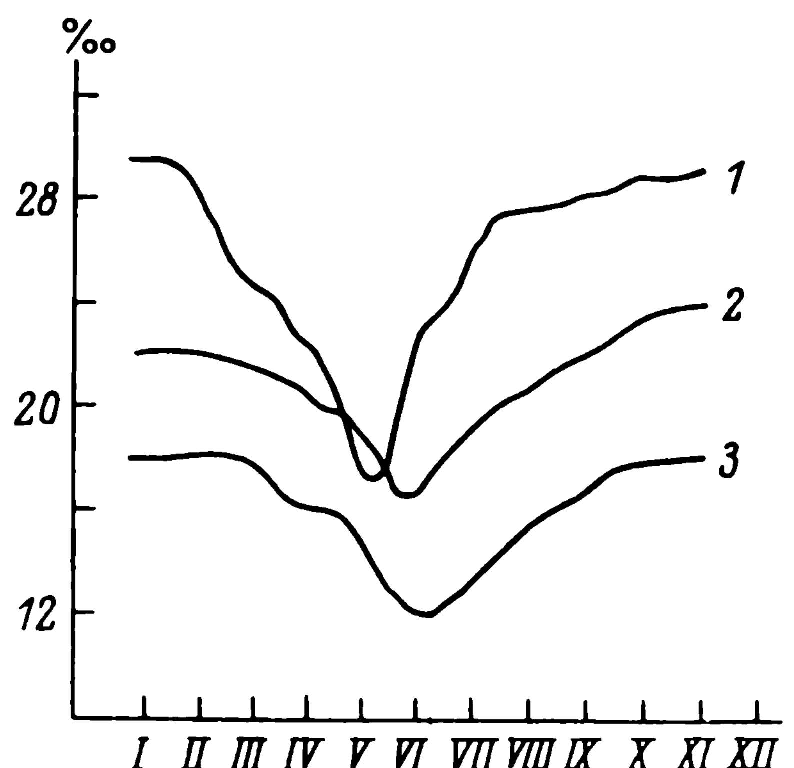


Рис. 69. Сезонные изменения солености *(1)*, нижней границы диапазона 100%-ной активности *(3)* и минимальной солености, при которой поддерживается 100%-ный уровень дыхания *(2)* *Mytilus edulis* (Луканин, 1979).

По оси ординат – соленость, ‰; *по оси абсцисс* – месяцы.

Таблица 18

Скорость потери солей и устойчивость беломорских моллюсков к пресной воде в различные сезоны (Бергер, 1980)

Дата сбора моллюсков	Температура (°С) и соленость (‰) воды в местах сбора	Скорость потери солей, мг NaCl/г•ч ($M \pm m$)		Продолжительность переживания в пресной воде, ч ($M \pm m$)	
		Mytilus edulis	*Littorina obtusata*	*Mytilus edulis*	*Littorina obtusata*
3 декабря 1974 г.	–0.2; 26.9	0.39±0.03	0.22±0.04	274±14	268±23
14 мая 1975 г.	2.5; 14.2	0.41±0.04	0.19±0.02	258±27	276±18
21 августа 1975 г.	12.7; 25.6	0.41±0.05	0.20±0.04	189±13	222±19

Аналогичные изменения клеточной устойчивости обнаружены (рис. 69) у *M. edulis* и В. В. Луканиным (1979).

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о том, что толерантность моллюсков к низкой солености претерпевает в различные сезоны года существенные изменения, адекватные преобразованиям режима солености в водоеме. В основе этих изменений, как и при акклимации моллюсков к смене солености в экспериментальных условиях, лежат адаптивные реакции клеток.

Параллельные наблюдения сезонных изменений продолжительности переживания организмов при экстремально низкой солености (в пресной воде), выполненные на беломорских моллюсках *M. edulis* и *L. obtusata,* показали (табл. 18), что устойчивость организма слабо меняется в ходе сезонных изменений солености. Устойчивость моллюсков, собранных в период весеннего опреснения и зимой (при нормальной солености), была одинаковой. Достоверное, хотя и не очень значительное, уменьшение времени переживания моллюсков в пресной воде обнаружено лишь в летний период. При этом вода в местах сбора материала имела высокую температуру. Сравнение скорости потери солей показывает отсутствие достоверных различий этого показателя эффективности герметизации мантийной полости во всех трех сериях опыта (табл. 18). Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что снижение солености в период весеннего опреснения не сопровождается повышением устойчивости организма и ростом эффективности изолирующей реакции моллюсков. Некоторое уменьшение устойчивости исследованных моллюсков к пресной воде, наблюдавшееся в летнее время, связано, вероятно, не с нарушением деятельности изолирующего механизма, а с какими-то иными причинами. В связи с материалами, изложенными выше при обсуждении вопроса о механизмах устойчивости моллюсков, можно предполагать, что основная причина более быстрой гибели в пресной воде летних моллюсков заключается в ускорении накопления продуктов анаэробного обмена при повышенной температуре. Однако это предположение несомненно нуждается в экспериментальной провер

Таким образом, изучение реакции моллюсков на сезонные изменения солености показало, что приспособление этих животных к весеннему опреснению достигается за счет фенотипических преобразований толерантности к низкой солености, выражающихся в расширении диапазона их активности в сторону более низких концентраций морской воды, в уменьшении чувствительности к низкой солености процессов энергетического обмена и в увеличении устойчивости клеток к низкой солености. Вместе с тем эффективность изолирующей реакции и связанная с ней устойчивость организма к экстремальному опреснению не изменяются в весенний период и не являются определяющими в приспособлении моллюсков к длительным сезонным изменениям солености. Биологический смысл этих различий сезонных изменений осмотической толерантности и устойчивости моллюсков становится понятным, если учесть продолжительность и величину весеннего опреснения воды. Длительное опреснение поверхностных слоев воды не достигает в большинстве случаев слишком низких величин солености, ниже которых невозможно адаптивное смещение пороговых концентраций морской воды, вызывающих срабатывание изолирующего рефлекса. В этой ситуации основную роль в приспособлении моллюсков к весеннему опреснению играет присущая им способность к фенотипическим изменениям осмотической толерантности и лежащие в ее основе механизмы клеточной адаптации. Экстремальные снижения солености, превосходящие допустимые пределы акклимационных сдвигов осмотической толерантности, длятся обычно не более нескольких суток. В отдельные годы ситуация может меняться. Слишком длительное и чрезмерное опреснение может приводить к гибели моллюсков, устойчивость которых оказывается недостаточно высокой. Подобные случаи довольно редки, хотя и описаны как для Белого (Русанова, Хлебович, 1967), так и для Баренцева моря (Матвеева, 1948).

6.2. Осмотическая резистентность и толерантность литоральных и сублиторальных моллюсков

Явление широтной (географической) и вертикальной зональности в распределении морских организмов достаточно хорошо известно. Закономерности, определяющие эти особенности расселения фауны и флоры моря, проанализированы различными исследователями и составляют важнейшую часть хорологического направления современной гидробиологии. Однако и в настоящее время нет единого мнения о причинах, определяющих смену видов животных и растений при продвижении от тропических областей к высоким широтам и от прибрежных участков к более глубоким горизонтам моря. Применительно к особенностям вертикального распределения морских организмов различные авторы считают определяющими такие факторы среды, как температуру, характер субстрата, продолжительность обсыхания, наличие или отсутствие пригодных кормовых объектов и т. д. Несомненно, однако, что столь сложное явление, как вертикальное распределение организмов, детерминировано не одним, а комплексом факторов, среди которых в каждом

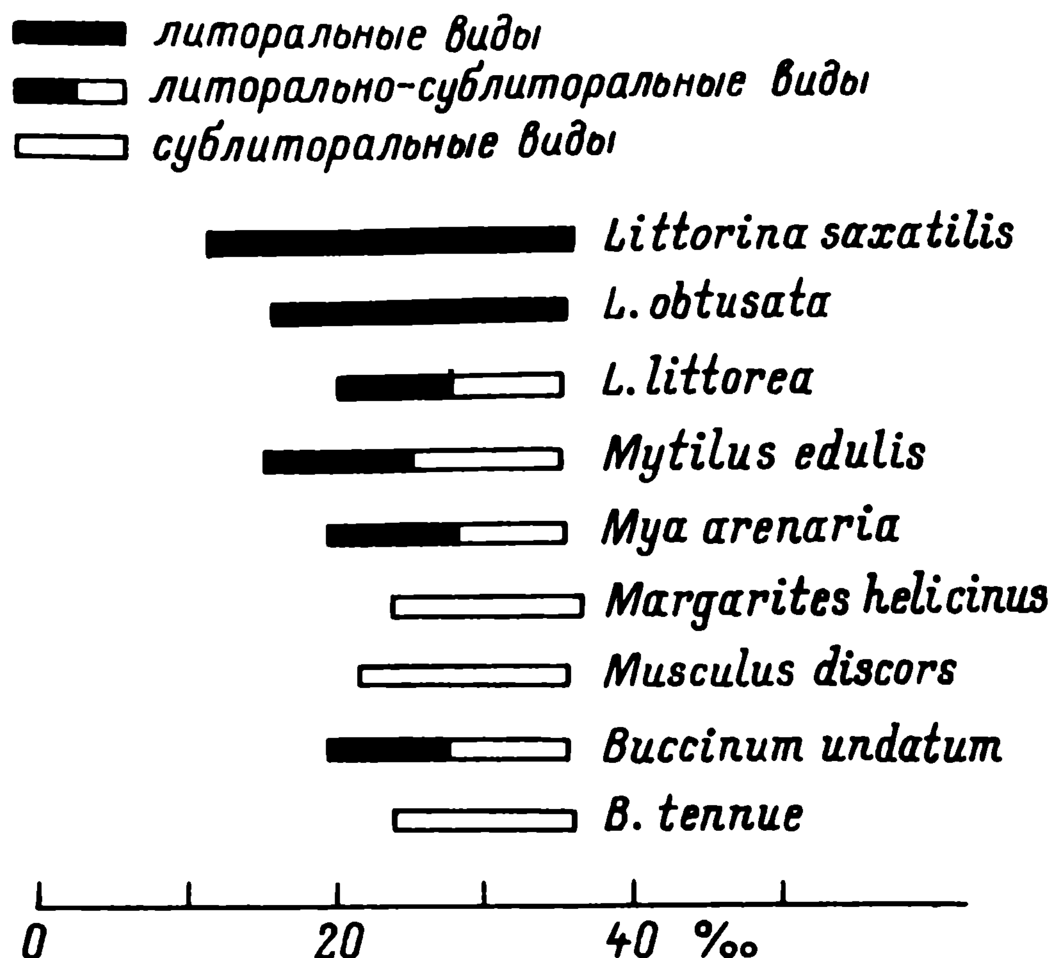


Рис. 70. Осмотическая толерантность беломорских моллюсков (Бергер, 1980). *По оси абсцисс* – диапазон 100 %-ной активности, ‰.

конкретном случае тот или иной фактор среды обитания может быть ведущим. В связи с этим необходимо проанализировать роль соленостных адаптаций в вертикальном распределении моллюсков, учитывая при этом особенности гидрологических условий мест обитания, их сезонные изменения и ряд других причин.

При переходе от литоральных видов к сублиторальным наблюдается общее уменьшение эврибионтности животных. Многочисленные данные, подтверждающие это правило, получены при сравнительном исследовании реакций различных организмов на изменения температуры, солености и других абиотических факторов среды (Gowanloch, Hayes, 1926; Полянский, 1953; Remane, Schlieper, 1958; Жирмунский, 1960, 1969, 1971а; Schlieper, 1960; Kinne, 1971, и др.).

Сравнение осмотической резистентности и толерантности литоральных и сублиторальных видов и выяснение их роли в вертикальном распределении моллюсков, относящихся к этим экологическим группировкам, были проведены путем исследования изменений количества активных моллюсков после их помещения в воду различной солености. В качестве показателя осмотической толерантности использованы величины, характеризующие ширину соленостного диапазона, в пределах которого все подопытные животные не изолировались внутри раковины (рис. 70). Наибольшей толерантностью к изменениям солености обладают среди беломорских моллюсков типичные литоральные виды, такие как *Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *Hydrobia ulvae* и *Mytilus edulis*. Промежуточное положение занимали виды, обитающие в нижних горизонтах литорали и в верхней сублиторали (*Littorina littorea*, *Mya arenaria* и *Buccinum undatum*). Минимальной была толерантность к изменениям солености у типичных сублиторальных видов, в особенности у *B. tennue*, обитающего в нижней сублиторали.

Материалы, изложенные выше, показали, что границы диапазона солености, в пределах которого моллюски ведут активный образ жизни, не изолируясь от внешней среды, не являются жестко фиксированными и могут сдвигаться адекватно изменениям солености среды обитания. Для того чтобы исключить такую возможность, сравнение было выполнено на моллюсках, собранных при приблизительно одинаковых соленостных условиях. В большинстве случаев соленость воды в местах сбора материала (открытые участки побережья Кандалакшского залива), произведенного в летнее время (июль–август), варьировала в пределах 25–26 ‰. И только вода, пробы которой были взяты с глубины 10–15 м одновременно со сбором моллюсков *B. tennue,* имела соленость 26.9 ‰. Таким образом, обнаруженные отличия осмотической толерантности исследованных моллюсков не могут быть объяснены различиями солености в местах сбора материала. Однако при достаточно близких величинах солености воды в местах сбора материала соленостный режим сравниваемых биотопов существенно различается. Это выражается прежде всего в том, что соленость поверхностных слоев воды, омывающих литораль, подвержена резким изменениям, достигающим наибольших величин в весеннее время (паводковый период) и осенью при выпадении большого количества осадков (Черновская, 1956; Кузнецов, 1960, и др.). Исходя из этого, можно предполагать, что более высокая осмотическая толерантность литоральных моллюсков является следствием их приспособленности к изменениям солености, обеспечивая нормальное протекание различных функциональных отправлений этих видов в специфических условиях обитания в приливно-отливной зоне моря.

При анализе этих данных может возникнуть сомнение, что обнаруженные различия осмотической толерантности изученных видов не связаны с особенностями гидрологического режима мест обитания, а являются следствием систематической удаленности исследованных моллюсков. Однако сравнение близких видов, относящихся к одному роду (*Littorina* и *Buccinum*), но обитающих в различных горизонтах литорали и в сублиторали, позволяет исключить такие сомнения и подтверждает правильность сделанных выводов.

Следует отметить также хорошее совпадение толерантности всех исследованных видов к повышенной солености. Как следует из приведенных данных (рис. 70), верхняя граница диапазона 100%-ной активности приходилась на соленость порядка 34–36 ‰. Подобное совпадение толерантности моллюсков к повышенной солености отражает, по-видимому, особенности экологии этих видов, среди которых ни один не сталкивается в условиях Белого моря с повышением солености более чем до 27–28 ‰. Исключением являются только виды и популяции, обитающие в супралиторальных ваннах (Жюбикас, 1969), однако такие моллюски не исследовались.

Различия осмотической толерантности моллюсков, обитающих на литорали и в более глубоких зонах моря, обнаруживаются также при сравнении внутривидовых экологических групп. Так, дыхание сублиторальных беломорских мидий *Mytilus edulis*, собранных на глубине 5–6 м при солености 26.2 ‰, угнеталось при снижении солености до 10 ‰

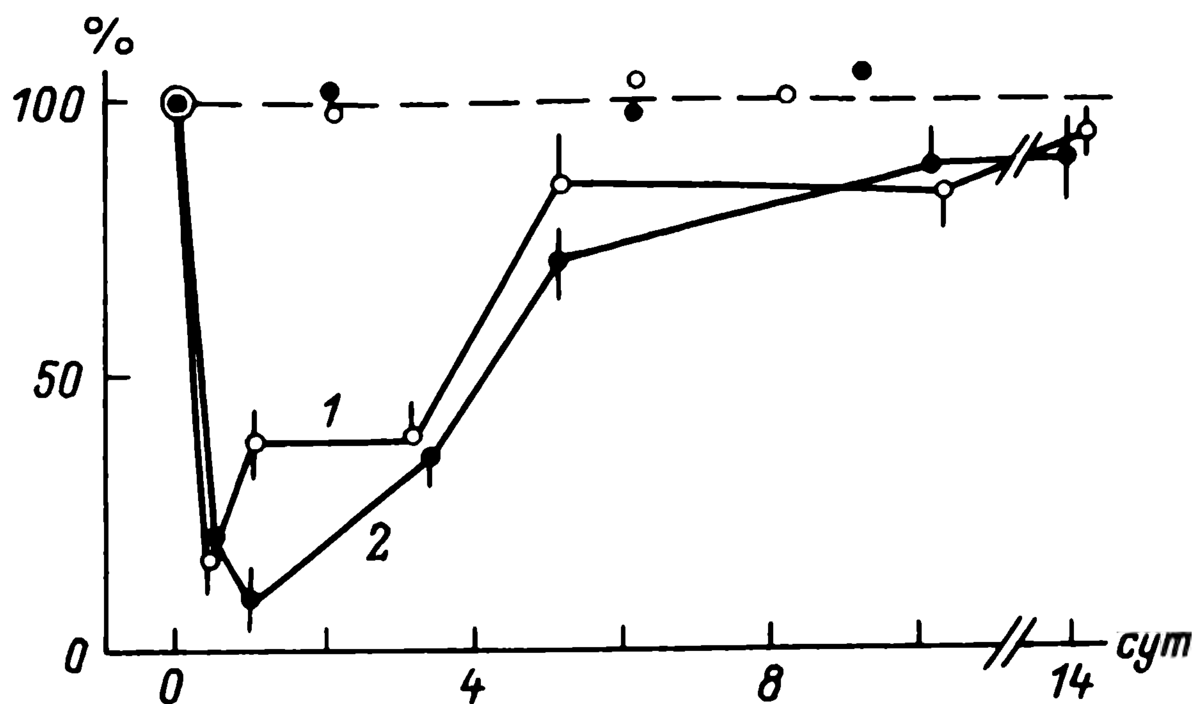


Рис. 71. Изменение интенсивности дыхания литоральных *(1)* и сублиторальных *(2)* мидий *Mytilus edulis* при акклимации к пониженной (10 ‰) солености (Бергер, 1980).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, % от контроля; *по оси абсцисс* – время, сут. *Прерывистая линия* – уровень дыхания контрольных моллюсков.

гораздо сильнее, чем у литоральных мидий, собранных при солености 25.8 ‰ (рис. 71). Однако уже через 10 сут после начала акклимации моллюсков к низкой солености первоначально обнаруженные различия осмотической толерантности литоральных и сублиторальных мидий полностью нивелировались, что выражалось в одинаковой нормализации интенсивности дыхания этих моллюсков. На основании результатов этого эксперимента можно сделать вывод о том, что различия осмотической толерантности литоральных и сублиторальных популяций моллюсков, принадлежащих к одному виду, являются следствием фенотипической адаптации моллюсков к условиям существования в сравниваемых биотопах.

Сказанное не означает, однако, только фенотипической детерминированности различий осмотической толерантности литоральных и сублиторальных видов. Сублиторальные моллюски обладают, как правило, гораздо меньшими потенциями к адаптивным изменениям осмотической толерантности. Так, например, у литорального вида *Hydrobia ulvae* нижняя граница диапазона 100%-ной активности сместилась до 8–10 ‰ в результате акклимации моллюсков в тече-

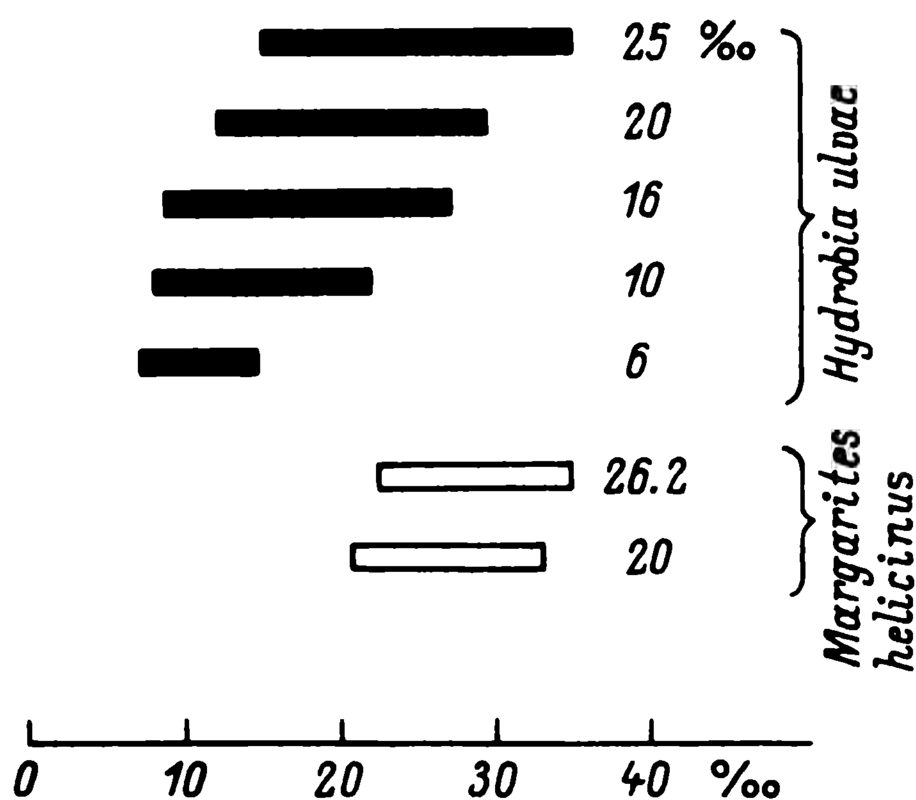


Рис. 72. Изменение осмотической толерантности *Hydrobia ulvae* и *Margarites helicinus* при акклимации в течение 12 сут к воде различной солености (Бергер, 1980).

По оси абсцисс – диапазон 100%-ной активности, ‰.

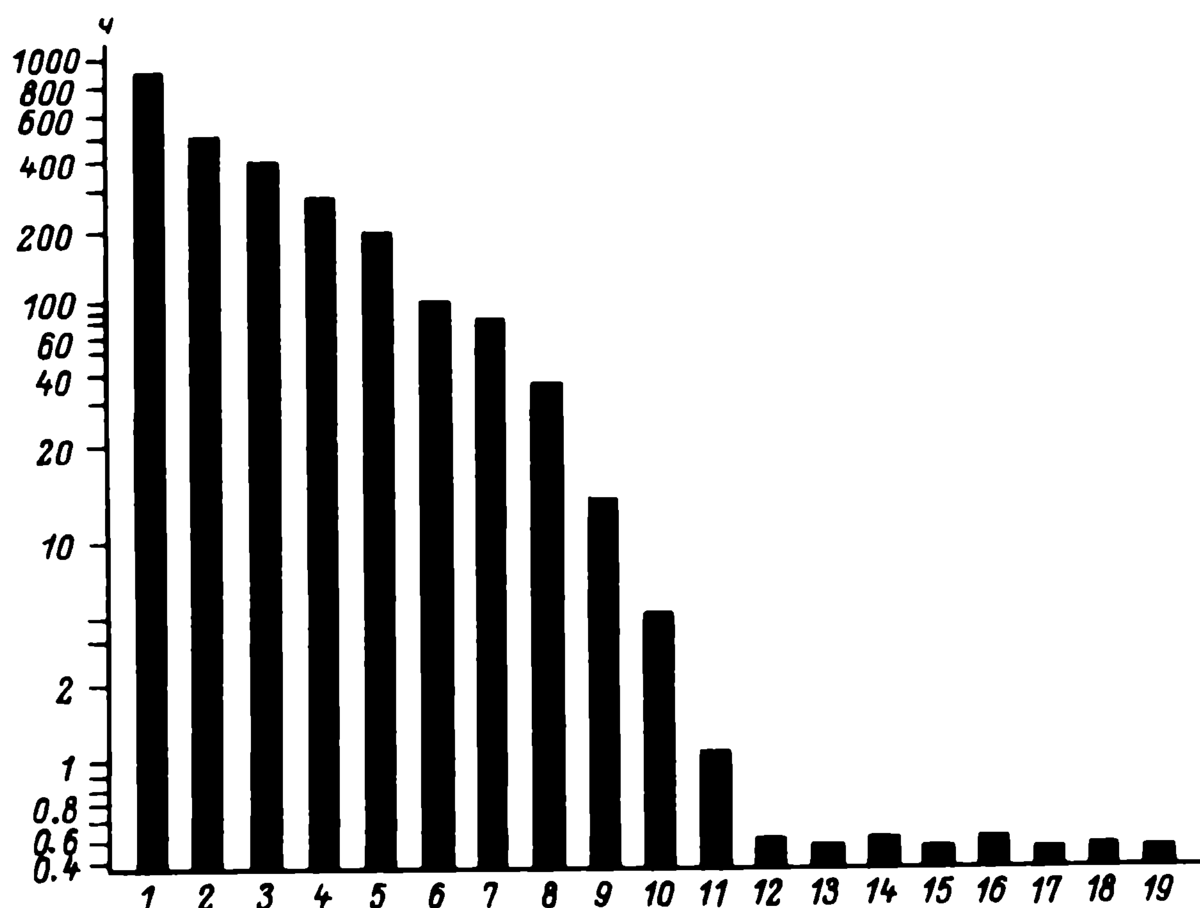


Рис. 73. Устойчивость к пресной воде беломорских моллюсков (Бергер, 1980).

По оси ординат – продолжительность переживания в пресной воде, ч. *1* – *Hydrobia ulvae*, *2* – *Littorina littorea*, *3* – *L. saxatilis*, *4* – *L. obtusata*, *5* – *Mytilus edulis*, *6* – *Mya arenaria*, *7* – *Macoma baltica*, *8* – *Musculus discors*, *9* – *Epheria vincta*, *10* – *Margarites halicinus*, *11* – *Buccinum undatum*, *12* – *Testudinalia tesselata*, *13* – *Tonicella marmorea*, *14* – *Clione limacina*, *15* – *Buccinum tennue*, *16* – *Cadlina laevis*, *17* – *Acanthodoris pilosa*, *18* – *Coryphella lineata*, *19* – *Dendronotus frondosus*.

ние 12 сут к солености 10 и 6 ‰ (рис. 72). В то же время сублиторальные моллюски *Margarites helicinus* оказались вовсе не способными существовать при столь низкой солености и погибали уже при ее снижении до 17–18 ‰. Их акклимация в течение 12 сут к солености 20 ‰ вызвала смещение нижней границы диапазона 100%-ной активности всего на 2 ‰ (с 23 до 21 ‰), что было гораздо меньше соотвествующих сдвигов, обнаруженных при акклимации литорального вида к солености 20 ‰.

Таким образом, по мере продвижения от литорали в более глубокие зоны моря наблюдается закономерное уменьшение осмотической толерантности морских моллюсков. Даже при одинаковой солености среды обитания литоральные виды обладают значительно большими резервными возможностями приспособления к изменениям солености, реализующимися, как было показано выше, при сезонных (весенних) нарушениях соленостного режима водоема.

Сравнение устойчивости беломорских моллюсков к экстремальному снижению солености (пресная вода) показывает (рис. 73), что литоральные виды выдерживают пребывание в пресной воде значительно дольше (в 10–100 раз), чем сублиторальные. Максимальной устойчивостью к пресной воде среди исследованных моллюсков обладали беломорские гидробии (*Hydrobia ulvae*), обитающие в среднем и нижнем горизонтах осушной зоны. Следует отметить, что на фоне общего снижения устойчивости к пресной воде при переходе от литоральных к сублиторальным видам наблюдается и значительное несоответствие между распределе-

нием отдельных видов по вертикали и их устойчивостью. Так, например, наиболее устойчивая к пресной воде *H. ulvae* переживала в этих условиях в 3–4 раза дольше, чем *Mytilus edulis* и *Littorina obtusata*, также обитающие главным образом в среднем и нижнем горизонтах литорали. Аналогично этому *L. littorea*, населяющая преимущественно нижний горизонт осушной зоны, имела более высокую устойчивость, чем близкий вид *L. saxatilis*, занимающий более высокие горизонты литорали. Следовательно, в этих случаях распределение моллюсков по вертикали определялось не их устойчивостью к экстремальному опреснению, а какими-то иными причинами. К их обсуждению мы перейдем ниже. Здесь же следует отметить, что продолжительность переживания в пресной воде всех исследованных литоральных моллюсков в изолированном от среды состоянии была гораздо выше, чем это необходимо, если учесть длительность возможного снижения солености, вызванного, например, обильным выпадением осадков. В подобной ситуации при наличии полусуточных приливов моллюски не находятся на осушке непрерывно дольше нескольких часов, даже в том случае, если они занимают верхние горизонты литорали. Очевидно, что устойчивость литоральных форм к экстремальному опреснению гораздо выше необходимой и обеспечивает этим моллюскам резервные адаптивные возможности, позволяющие им переносить более продолжительные изменения солености, например, при весеннем опреснении поверхностных слоев воды.

Среди исследованных видов только сублиторальные и пелагические моллюски переживали в пресной воде не более нескольких часов, а в ряде случаев и меньше 1 ч.

Следовательно, существование на литорали возможно только при достижении какого-то определенного уровня осмотической резистентности моллюсков, при котором они могут жить, изолировавшись от внешней среды не менее нескольких часов, что совпадает с продолжительностью приливно-отливного цикла. Более высокий уровень устойчивости дает им дополнительные преимущества и обеспечивает адаптацию к продолжительным (до нескольких суток и дольше) сезонным изменениям солености. Меньшая устойчивость лишает моллюсков возможности постоянной жизни в условиях осушной зоны.

Исходя из данных, приведенных выше, был сделан вывод о том, что устойчивость раковинных моллюсков к экстремальному опреснению, которое они переносят, изолировавшись внутри раковины, зависит в значительной степени от эффективности изолирующей реакции и ряда неспецифических адаптаций к подобному образу жизни (запасов экстрависцеральной жидкости, способности стабилизировать pH внутренней среды и т. д.). В связи с этим было произведено исследование скорости потери солей у литоральных, сублиторальных и пелагических видов с целью сравнить эффективность их изолирующей реакции. Согласно полученным данным (табл. 19), наибольшей эффективностью герметизации мантийной полости обладали литоральные моллюски, терявшие соли со скоростью всего от 0.12 (*Hydrobia ulvae*) до 0.60 мг NaCl/г·ч (*Mya arenaria*). Все сублиторальные виды раковинных моллюсков и особенно

Таблица 19

Скорость потери солей у различных беломорских моллюсков[1] (Бергер, 1966, 1969а, 1970, 1976а)

Вид	Место обитания	Скорость общей потери солей, мг NaCl/г·ч	
		$M \pm m$	n
Loricata			
Tonicella marmorea	Сублитораль	10±1	8
Gastropoda			
Dendronotus frondosus		42±6	4
Coryphella lineata		40±7	14
Cadlina laevis		26±5	9
Acanthodoris pilosa		30±4	9
Clione limacina	Пелагиаль	12±1	7
Testudinalia tesselata	Нижний горизонт литорали, верхняя сублитораль		
перевернутые		10±1	17
присосавшиеся		4.0±1	5
Buccinum tennue	Сублитораль	21±2	5
B. undatum	Верхняя сублитораль и нижний горизонт литорали	3.9±0.4	3
Margarites helicinus	Верхняя сублитораль	3.8±0.2	12
Littorina saxatilis	Литораль	3.6±0.2	10
L. littorea	"	0.17±0.02	7
L. obtusata		0.19±0.04	12
Epheria vincta	Сублитораль	0.20±0.03	8
Hydrobia ulvae	Литораль	0.12±0.02	11
Bivalvia			
Musculus discors	Сублитораль	0.78±0.06	6
Mytilus edulis	Литораль	0.42±0.03	18
Macoma baltica	"	0.51±0.04	7
Mya arenaria		0.60±0.04	6

[1] В таблице приведены данные, полученные для взрослых одноразмерных моллюсков.

голожаберные и крылоногие моллюски теряли соли со скоростью в 100–300 раз больше и очень быстро погибали.

Сопоставление данных по выживаемости и скорости потери солей (рис. 74) наглядно показывает наличие критического уровня скорости потери солей (порядка 1–3 мг NaCl/г·ч). При большей скорости потери солей моллюски не могут достаточно долго существовать в пресной воде из-за слишком быстрого обессоливания и гипергидратации организма. Очевидно, что уровень эффективности изолирующей реакции, соответствующей указанным величинам скорости потери солей, является минимально допустимым для жизни в условиях литорали. Это подтверждается также и результатами сравнения устойчивости моллюсков

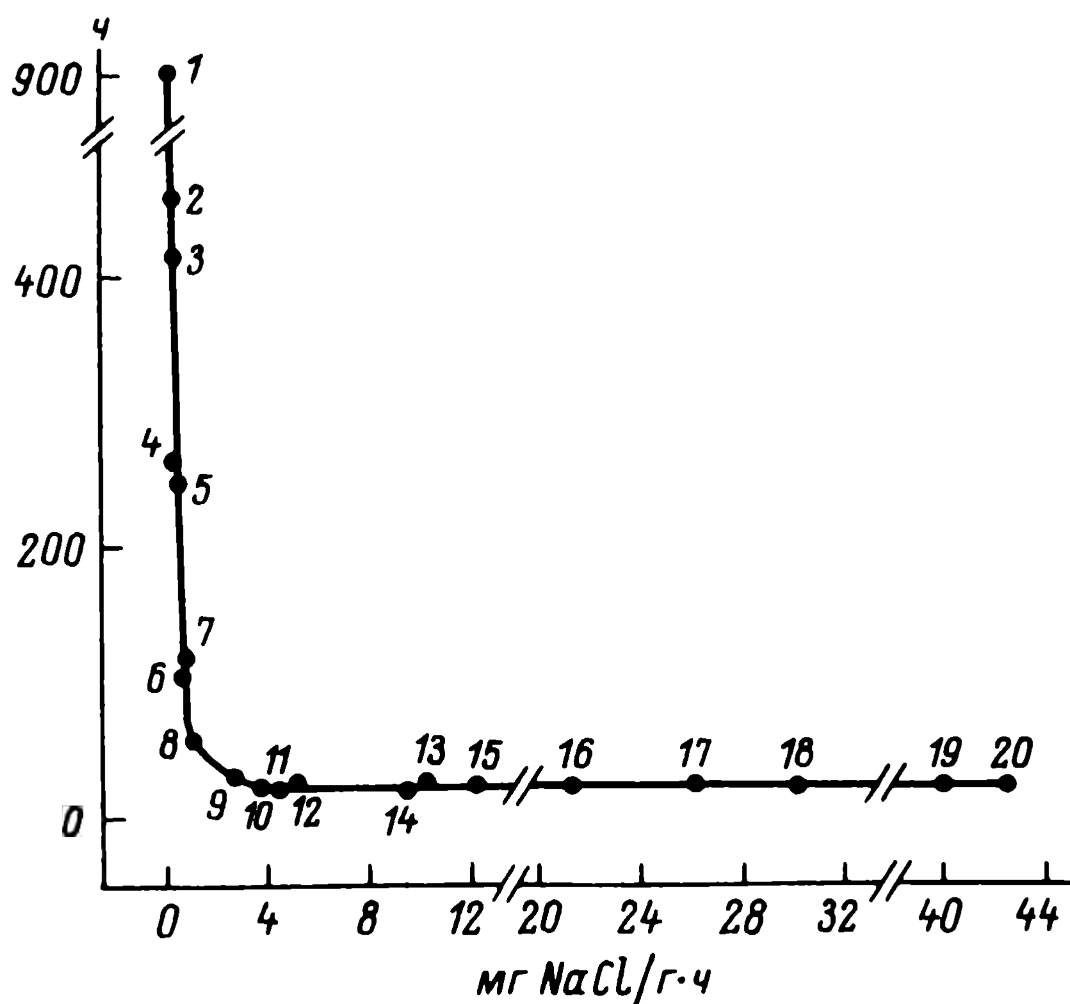


Рис. 74. Зависимость между устойчивостью к пресной воде и скоростью потери солей у беломорских моллюсков (Бергер, 1980).

По оси ординат – выживаемость, ч; *по оси абсцисс* – скорость потери солей, мг NaCl/г·ч. *1 – Hydrobia ulvae, 2 – Littorina littorea, 3 – L. obtusata, 4 – L. saxatilis, 5 – Mytilus edulis, 6 – Musculus discors, 7 – Macoma baltica, 8 – Mya arenaria, 9 – Buccinum undatum, 10 – Margarites helicinus, 11 – Testudinalia tesselata* (перевернутые), *12 – Epheria vincta, 13 – Tonicella marmorea, 14 – T. tesselata* (присосавшиеся), *15 – Buccinum tennue, 16 – Clione limacina, 17 – Cadlina laevis, 18 – Acanthodoris pilosa, 19 – Coryphella lineata, 20 – Dendronotus frondosus.*

к обсыханию. Сублиторальные моллюски, имевшие скорость потери солей выше указанного уровня, гибнут на воздухе в несколько раз быстрее, чем литоральные виды, отличавшиеся эффективной герметизацией мантийной полости (Голиков, Смирнова, 1974). Следовательно, наряду с другими адаптациями приобретение определенного уровня эффективности герметизации мантийной полости является необходимой предпосылкой к жизни на литорали и обеспечивает достаточно высокую устойчивость литоральных моллюсков к различным абиотическим факторам среды.

Аналогичная зависимость и близкие критические величины скорости потери солей отмечены при сравнении большого числа литоральных и сублиторальных видов моллюсков из Японского моря (рис. 75). Следовательно, независимо от солености, значительно отличающейся в Белом (25–26 ‰) и Японском (32–33 ‰) морях, существование моллюсков на литорали этих водоемов возможно лишь при достижении определенного уровня устойчивости организма к опреснению среды, обусловленного достаточно эффективной герметизацией мантийной полости, соответствующей скорости потери солей не более 1–3 мг NaCl/г·ч.

Без достижения отмеченного минимального уровня устойчивости к экстремальному опреснению (и обсыханию) моллюски не могут существовать на литорали. Однако при более высокой устойчивости к этим воздействиям ее величина не всегда является фактором, определяющим

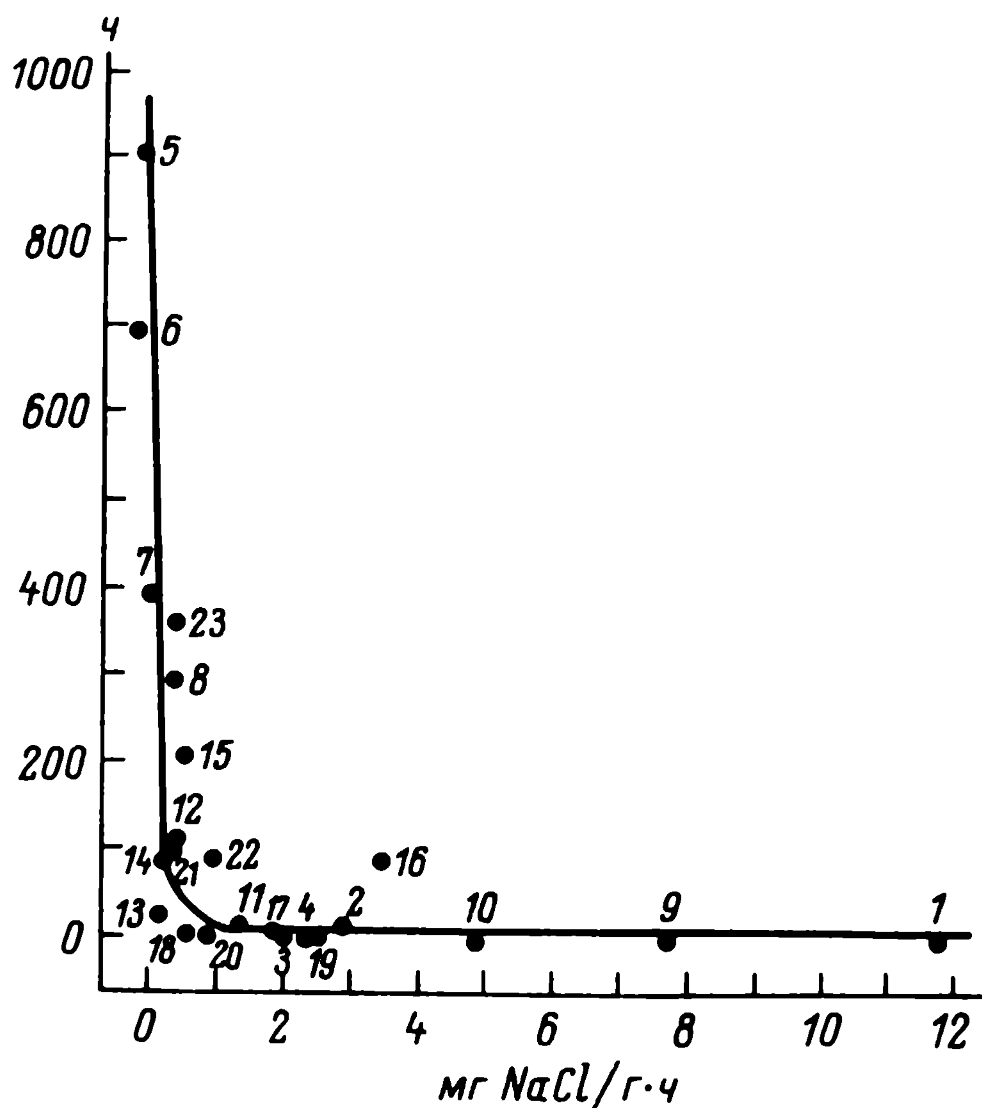


Рис. 75. Зависимость между устойчивостью к пресной воде и скоростью потери солей у моллюсков из Японского моря (Бергер и др., 1982).

1 – Ischnochiton hakodadensis, 2 – Collisella dorsuosa, 3 – C. radiata, 4 – Acmaea pallida, 5 – Littorina mandshurica, 6 – L. brevicula, 7 – L. kurila, 8 – L. squalida, 9 – Epheria turita, 10 – Mitrella burchardi, 11 – Tectonatica janthostomata, 12 – Mytilus edulis, 13 – Crenomytilus grayanus, 14 – Modiolus difficilis, 15 – Crassostrea gigas, 16 – Mya japonica, 17 – Swiftopecten swifti, 18 – Patinopecten yessoensis, 19 – Arca boucardi, 20 – Scapharca broughtoni, 21 – Glycymeris yessoensis, 22 – Venerupis japonica, 23 – Septifer keenae.

Остальные обозначения как на рис. 74.

вертикальную зональность в пределах литоральной полосы. Как уже отмечалось, *Littorina saxatilis*, выше расположенная на литорали, чем *L. littorea*, имеет меньшую, хотя достаточно высокую устойчивость к пресной воде. Очевидно, что способность этого вида существовать в более высоких горизонтах литорали обусловлена какими-то иными причинами. В качестве возможного, но не единственного объяснения можно предположить, что эта особенность вертикального распределения сравниваемых видов беломорских литторин связана с различиями их реакции на изменения температуры. По данным А. В. Жирмунского (1969), А. Н. Голикова и Н. Ф. Смирновой (1974), *L. saxatilis* обладает более высокой теплоустойчивостью как на уровне клеток, так и целого организма, чем *L. littorea*. Исходя из этого, можно предполагать, что *L. saxatilis*, лучше переносящая повышение температуры, приобретает определенные преимущества по сравнению с близким видом *L. littorea* и оказывается способной заселить более высокие горизонты литорали. Весьма вероятно, что это связано также и с особенностями питания и (или) какими-то иными причинами, модифицирующими вертикальное распределение моллюсков в соответствии с их устойчивостью к экстремальному опреснению.

Таким образом, достаточная эффективная изоляция моллюсков внутри раковины является необходимым условием существования на литорали. Кроме того, возможность заселения тех или иных вертикальных зон моря определяется характером биотических отношений и способностью моллюсков приспосабливаться к повышенной (Жирмунский, 1969, 1971а) или пониженной (Полянский, 1953, 1955) температуре, обсыханию (Алякринская, 1972, 1979) и другим факторам среды.

Дальнейший каузальный анализ закономерностей вертикального распределения моллюсков требует дополнительного комплексного исследования экологических и морфо-функциональных особенностей отдельных видов. В настоящее время соответствующих данных для этого недостаточно.

6.3 Соленостные адаптации и особенности вертикального распространения эстуарных моллюсков

„Эстуарий – полуизолированная водная система, имеющая водообмен с открытым морем и испытывающая значительное опреснение морской воды за счет речного стока" (Perkins, 1974, с. 1). Ограничения поступления морской воды, вызванные большей или меньшей изолированностью эстуариев, приливно-отливные и сгонно-нагонные течения, сезонные колебания величины пресноводного стока и некоторые другие факторы создают сложнейший гидрологический режим эстуариев, одна из основных особенностей которого заключается в постоянных изменениях солености, как относительно кратковременных (приливно-отливных), так и более длительных (сезонных). Эстуарные организмы характеризуются значительной эвригалинностью (Day, 1951; Remane, Schlieper, 1958; Hunter, 1964; Kinne, 1967; McLusky, 1971; Wolff, 1973; Ярославцева, Федосеева, 1978, и др.). Фауна эстуариев по своему генезису многокомпонентна. Различные авторы выделяют от 2–3 до 6 и более фаунистических комплексов (Day, 1957; Hunter, 1964; Perkins, 1974, и др.). Несмотря на это все они единодушны во мнении, что эвригалинные морские формы, прежде всего моллюски и ракообразные, составляют основу фауны эстуариев.

Адаптация эстуарных организмов к изменениям солености – предмет многочисленных оригинальных исследований, ряда обобщений и сводок (Pearse, Gunter, 1957; Remane, Schlieper, 1958; Kinne, 1971; Хлебович, 1974; Perkins, 1974, и др.). Не рассматривая детально все аспекты приспособлений эстуарных моллюсков к солености среды обитания, остановимся лишь на анализе изменений осмотической резистентности и толерантности этих животных и той роли, которую играет преимущественное развитие отдельных элементов системы соленостных адаптаций моллюсков.

В эстуариях ряда рек Белого моря по мере продвижения в более опресненные кутовые участки наблюдается обеднение не только морских элементов фауны в целом, но и малакофауны. Дальше других проникают в глубь эстуариев наиболее эвригалинные виды моллюсков –

Таблица 20

Толерантность к низкой солености *Littorina saxatilis*, собранных в Кандалакшском заливе Белого моря в летне-осенний период (Бергер, Ковалева, 1976)

Место сбора моллюсков	Соленость воды в отлив на разной глубине, ‰			Скорость потребления кислорода, % от контроля ($M \pm m$)					Количество активных моллюсков, % ($M \pm m$)				
	0–5 см	15–20 см	50–60 см	5 ‰	10 ‰	15 ‰	20 ‰	26.5 ‰ (контроль)	6 ‰	8 ‰	10 ‰	12 ‰	14 ‰
Губа Чупа	26.5	26.5	26.8	8±1	30±3	60±5	74±5	100	4±1	34±4	84±3	100	100
Эстуарии													
р. Гридина	14.7	18.8	26.7	–	32±4	56±4	–	100	9±1	41±3	78±6	100	100
р. Пила	8.8	11.0	22.4	2	25±4	66±5	69±5	100	6±1	–	–	96	100
р. Колвица	16.0	16.4	20.1	10±2	25±3	58±3	–	100	7±2	44±2	92±6	100	100
р. Кереть	12.4	14.2	–	–	–	–	–	–	6±1	45±3	91±7	100	100

Таблица 21

Толерантность к низкой солености *Littorina saxatilis*, собранных в Кандалакшском заливе Белого моря в весенний период (Бергер, 1980)

Место сбора моллюсков	Соленость воды в отлив на разной глубине, ‰			Скорость потребления кислорода, % от контроля ($M \pm m$)				Количество активных моллюсков, % ($M \pm m$)			
	0–5 см	30–40 см	60–80 см	5 ‰	10 ‰	15 ‰	25.1 ‰ (контроль)	6 ‰	8 ‰	10 ‰	12 ‰
Эстуарии											
р. Пила	1.3	2.8	4.6	29±4	79±6	96±3	100	47±3	92±4	100	100
р. Гридина	0.4	0.7	13.9	31±3	81±6	94±5	100	43±3	91±5	99	100
р. Колвица	0.2	6.3	14.0	27±3	81±5	97±2	100	45±4	96±5	100	100

Таблица 22

Устойчивость к пресной воде эстуарных *Littorina saxatilis* (Бергер, 1980)

Место сбора	Наступление 100%-ной гибели подопытных животных, сут ($M \pm m$)	
	весна	осень
Губа Чупа	14±1	12±3
Эстуарии		
р. Гридина	16±2	13±1
р. Колвица	17±1	14±2
р. Пила	16±2	12±2

Littorina saxatilis, Hydrobia ulvae и *Mytilus edulis*. Сравнение адаптивных реакций на изменения солености среды моллюсков (*L. saxatilis*), собранных в летне-осенний период в эстуариях рек и на открытых участках морского побережья Кандалакшского залива, показало (табл. 20) отсутствие достоверных отличий осмотической толерантности особей соответствующих популяций. Эстуарные моллюски, собранные весной в период наибольшего опреснения, обладали более высокой толерантностью к низкой солености, чем те же организмы, собранные осенью при более высокой солености (табл. 21). При этом повышение интенсивности дыхания и количества активных моллюсков в воде пониженной солености было сопоставимо с весенним увеличением данных показателей осмотической толерантности, отмеченным при рассмотрении сезонных изменений адаптаций к солености.

Устойчивость к пресной воде *L. saxatilis* (как у моллюсков, собранных в эстуариях осенью, так и у животных, собранных в период весеннего опреснения) меняется весьма слабо (табл. 22). Очевидно, что при периодических изменениях солености, носящих в эстуариях колебательный характер, исходная высокая устойчивость организма этих моллюсков оказывается вполне достаточной для их переживания в изолированном от среды состоянии даже при ее полном опреснении, которое имеет место при отливе в кутовых частях эстуариев в весеннее время. Адаптация в этот период происходит главным образом за счет смещения в сторону низких соленостей порога изолирующей реакции и соответствующего увеличения толерантности моллюсков. В сезоны, когда в эстуариях соленость меняется не так значительно и сохраняется в нижней литорали и в верхней сублиторали большую часть времени на достаточно высоком уровне, мало отличающемся от нормы, приспособление эрантных форм, к каким принадлежит, например, *L. saxatilis*, достигается благодаря их смещению на большие глубины (Бергер, Ковалева, 1976), чем на открытых участках морского побережья, где эти моллюски обитают преимущественно в верхнем и среднем горизонтах литорали (Кузнецов, 1960). Экологическая значимость этих особенностей вертикального распространения эстуарных моллюсков очевидна, если учесть специфику соленостного режима многих эстуариев: резкую вертикальную стратификацию

Таблица 23

Осмотическая толерантность и резистентность *Mytilus edulis*, собранных в эстуарии в 1976 г. (Бергер, 1980)

Место и дата сбора	Количество активных моллюсков, % ($M \pm m$)				Наступление гибели в пресной воде 100% подопытных животных, сут
	6 ‰	8 ‰	19 ‰	12 ‰	
Эстуарий р. Пила					
24 мая	32±4	86±4	100	100	12
26 августа	0	18±3	43±5	86±6	10
Губа Чупа					
28 августа	0	21±3	41±4	89±4	9

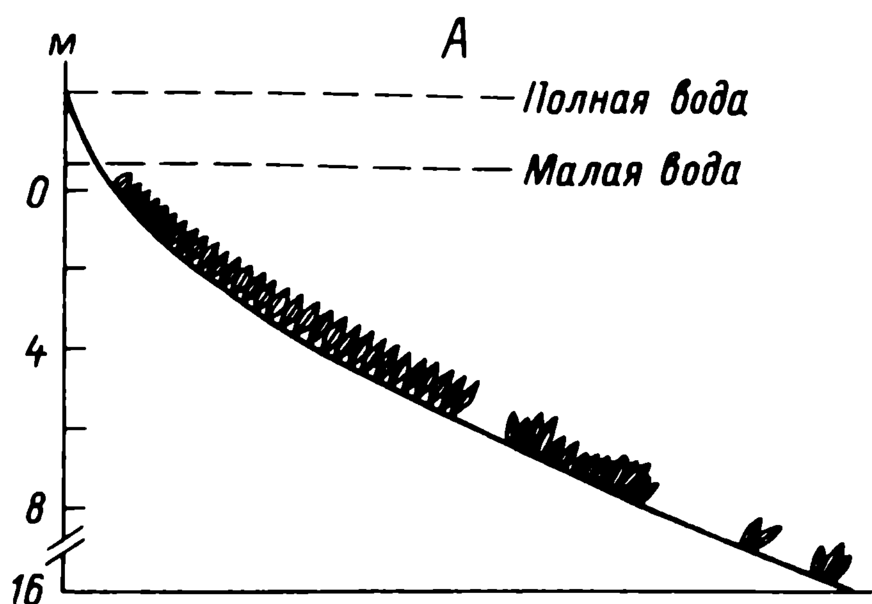
водных масс по солености. Опреснение, как правило, захватывает только самые поверхностные слои воды и мало влияет на соленостный режим более глубоких, особенно придонных слоев (Perkins, 1974 ; табл. 20).

У седентарных моллюсков, например, возможность подобной этологической адаптации либо исключена, либо значительно ограничена по крайней мере во взрослом состоянии. Их личинки способны к выбору оптимальных условий при оседании, тогда как взрослые формы, прикрепляющиеся к субстрату, ведут преимущественно неподвижный образ жизни.

Мидии, собранные в августе 1976 г. в эстуарии р. Пила с камней среднего горизонта литорали, не отличались достоверно по осмотической толерантности и резистентности от мидий губы Чупа (табл. 23). В противоположность этому толерантность мидий, собранных на литорали кутовой части р. Пила в мае 1976 г., была гораздо выше, что выражалось в смещении в сторону более низкой солености пороговых концентраций морской воды, ниже которых моллюски герметизировали мантийную полость. Адаптивное повышение устойчивости мидий к пресной воде было относительно небольшим (табл. 23).

Отмеченное выше на примере брюхоногих моллюсков рода *Littorina* опускание в более глубокие слои воды в эстуариях характерно и для мидии Белого моря. Наиболее продуктивные массовые поселения этого моллюска, отличающиеся высокой численностью и биомассой, приурочены в Белом море к эстуариям рек, где они располагаются на значительных глубинах (рис. 76) порядка 1–15 м (Луканин, Ошурков, 1981; Ошурков, Луканин, 1982; Луканин и др., 1983). По-видимому, подобное смещение литоральных видов в сублитораль служит одним из основных приспособлений, помогающих эстуарным животным выбрать более оптимальные соленостные условия. В сильно опресненной Чешской губе опускаются в сублитораль такие виды, как *Mytilus edulis* и *Balanus balanoides* (Гурьянова и др., 1930). Еще раньше подобное явление было отмечено К. М. Дерюгиным (1915) для сильно опресненных районов Кольского залива, близких к устью рек Колы и Туломы.

Таким образом, можно сделать общий вывод о том, что к периодическим (приливно-отливным) изменениям солености, происходящим



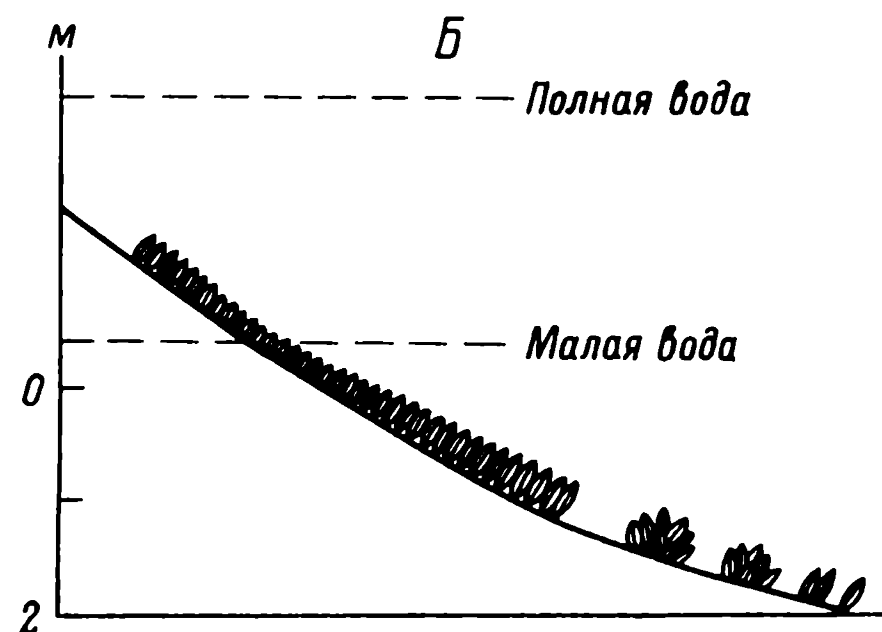


Рис. 76. Вертикальное распределение поселений *Mytilus edulis* в Кандалакшском заливе Белого моря (Ошурков, Луканин, 1982).

По оси ординат – глубина, м. *А* – в эстуарных районах; *Б* – в малоопресненных районах.

в эстуариях, моллюски приспосабливаются главным образом за счет этологических реакций (опускание в более глубокие горизонты и изоляция от внешней среды при экстремальных условиях). Сюда же могут быть отнесены и такие типы поведенческих реакций, как закапывание и существование в грунте, в результате чего обеспечивается большая стабилизация солености среды обитания, характерная для интерстициальных вод (Kinne, 1967; McLusky, 1971; Ярославцева, Федосеева, 1978). В дополнение к этому адаптация к более значительному и продолжительному весеннему снижению солености достигается за счет деятельности комплекса механизмов, обеспечивающих увеличение толерантности моллюсков к низкой солености.

Смещение моллюсков в более низкие горизонты литорали и в верхнюю сублитораль вызывает ряд существенных изменений их экологии. Прежде всего они гораздо дольше обычного находятся в воде и не подвергаются обсыханию, инсоляции и другим внешним воздействиям. Значительное увеличение продолжительности периода питания сказывается на темпах роста, созревания и ряде других биологических свойств этих животных. Кроме того, более длительное пребывание в воде влияет на такие биотические отношения, как, например, взаимоотношения моллюсков с организмами, питающимися ими или паразитирующими в них.

Сравнение показало, что эстуарные моллюски Белого моря достигали гораздо больших размеров и массы, чем особи тех же видов с открытого побережья (Бергер, Ковалева, 1976). При приблизительно одинаковом среднем возрасте моллюски губы Чупа отличались более мелкими размерами и массой, чем животные из эстуариев рек Колвица и Гридина. Даже более молодые (в среднем) моллюски из эстуария р. Пила имели большие размеры раковины и массы, чем особи из открытого участка побережья, имевшие больший средний возраст. Следовательно, при одинаковой максимальной продолжительности жизни моллюски эстуарных популяций обладают более высоким темпом роста, чем особи из популяций открытых частей Кандалакшского залива.

Помимо более высоких темпов роста эстуарные моллюски отличаются и большей плодовитостью, тогда как по возрасту полового созревания наблюдается совпадение с моллюсками, обитающими на открытом побережье (Бергер, 1980).

На первый взгляд может показаться, что эти данные противоречат многочисленным наблюдениям (Бирштейн, 1936; Remane, Schlieper, 1958; Kinne, 1971; Карпевич, 1975; Мина, Клевезаль, 1976, и др.) о том, что рост морских беспозвоночных, в том числе и моллюсков, угнетается в водоемах пониженной солености. Однако в данном случае следует, по-видимому, учитывать разницу в продолжительности питания между обитающими в нижних горизонтах литорали и в верхней сублиторали эстуарными моллюсками, дольше пребывающими в воде, и моллюсками открытого побережья, обитающими преимущественно в среднем и верхнем горизонтах литорали и проводящими в воде, а следовательно, и питающимися гораздо меньшее время. Кроме того, весьма вероятно, что более высокий темп роста обусловлен снижением конкурентных отношений, в частности пищевой конкуренции, в тех олигомикстных биоценозах, которые встречаются в кутовых участках эстуариев. Возможно также, что в этом случае сказывается и менее продолжительное угнетающее воздействие других абиотических факторов (например, обсыхания), характерное для более глубоких горизонтов. Следует также добавить, что угнетение роста имеет место, как правило, при обитании моллюсков в водоемах с постоянно пониженной соленостью, например в Балтийском море и других солоноватоводных бассейнах. В связи с этим очевидно, что периодические опреснения среды, даже весьма значительные, могут не только угнетать, но, наоборот, стимулировать рост моллюсков.

Таким образом, эстуарные моллюски обладают чрезвычайно развитой способностью переносить как кратковременные, так и более продолжительные изменения солености, носящие периодический характер. Основу их адаптации составляет комплекс поведенческих реакций, оказывающих существенное влияние на целый ряд биологических характеристик этих животных: их вертикальное и горизонтальное (вдоль эстуария) распределение, темп роста, плодовитость и т. п.

Сказанное не означает отрицание роли иных механизмов приспособления эстуарных моллюсков к меняющейся солености. У разных моллюсков

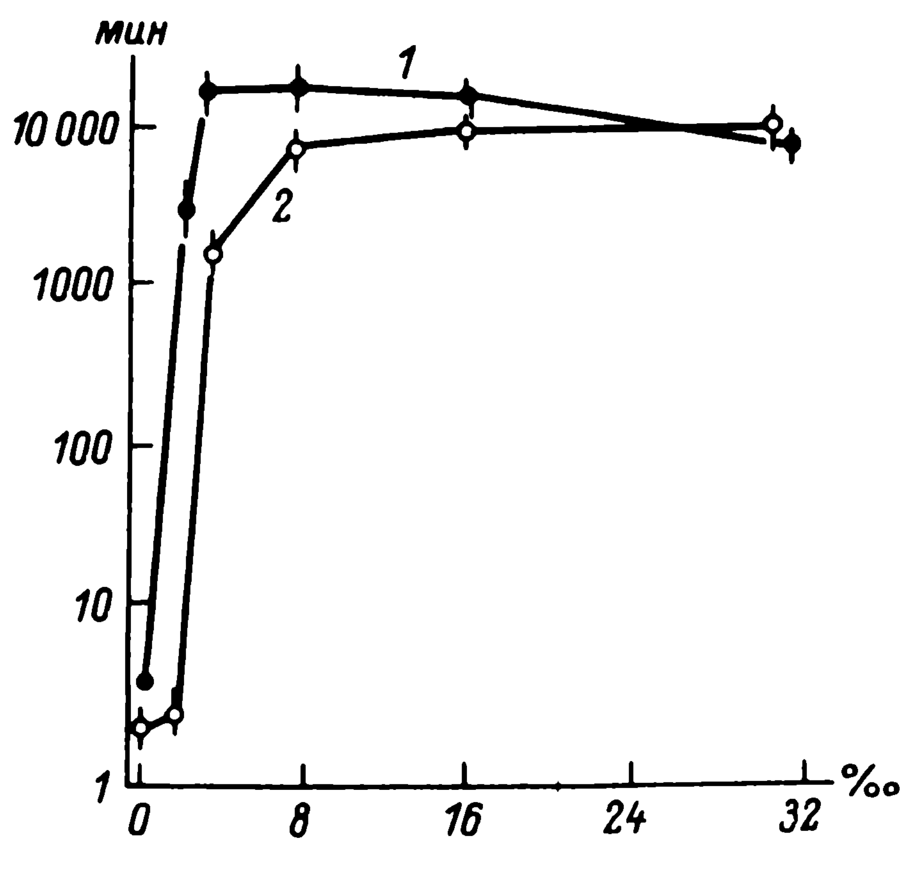


Рис. 77. Устойчивость клеток мерцательного эпителия жабр *Nuttallia olivacea (1)* и *Venerupis japonica (2)* к различной солености (Ярославцева, Федосеева, 1978).

По оси ординат – время переживания, мин; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

соотношение отдельных элементов в системе соленостных адаптаций может быть различным, как это было, например, показано для *Nuttallia olivacea* и *Venerupis japonica* из эстуариев Японского моря (Ярославцева, Федосеева, 1978). Устойчивость к низкой солености клеток *V. japonica*, обитающих в эстуариях при периодических колебаниях солености, относительно невелика и меняется незначительно при акклимации в течение 16 сут к пониженной солености. Адаптация обеспечивается совершенствованием не клеточных, а организменных механизмов. Эстуарные особи этого вида приобрели способность к более продолжительной (до 144 ч) герметизации мантийной полости. Совершенство механизма изоляции обусловлено морфологическими особенностями моллюсков. *V. japonica* имеет массивную, плотно смыкающуюся выпуклую раковину с большим запасом жидкости в мантийной полости. Эти моллюски закапываются в грунт всего на 2–3 см и, следовательно, подвергаются довольно значительным периодическим колебаниям солености, что и приводит к развитию и совершенствованию изолирующей реакции и лишь незначительно влияет на уровень осмотической устойчивости клеток.

Другой вид двустворчатых моллюсков (*N. olivacea*) имеет весьма слабые возможности для использования изоляции от внешней среды в качестве основного механизма адаптации к опреснению. Раковина нуталии очень тонкая, створки смыкаются недостаточно плотно, объем мантийной полости относительно невелик. В пресной воде они сохраняют герметичность лишь в течение 32 ч. При этом клетки *N. olivacea* гораздо более устойчивы к низкой солености, чем клетки *V japonica*. В воде соленостью 2 ‰ мерцательный эпителий жабр нуталии сохраняет функциональную активность более 3000 мин, тогда как клетки жабр венеруписа теряли активность уже через 1–2 мин (рис. 77). Развитию клеточных механизмов адаптации нуталии способствовало продолжительное воздействие пониженной солености. Эти моллюски зарываются в эстуариях в грунт на глубину 25–30 см, где колебания солености сглажены (McLysky, 1971).

Таким образом, на данном примере видно, что обитатели эстуариев могут использовать в зависимости от своих морфо-функциональных особенностей различную стратегию адаптации, обеспечивающей их существование в условиях постоянно пониженной или периодически меняющейся солености. Этологические адаптивные реакции обеспечивают значительные преимущества при колебаниях солености, а клеточные механизмы приспособления более перспективны в условиях длительного или постоянного опреснения.

Глава 7

ВНУТРИВИДОВЫЕ И МЕЖВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ ПРИ ИЗМЕНЕНИЯХ СОЛЕНОСТИ СРЕДЫ

Биологический прогресс (в понимании А. Н. Северцова) характеризуется усложнением структуры вида (внутривидовая дифференциация) и расширением ареала. Оба этих взаимосвязанных процесса обеспечивают реализацию присущих виду адаптивных потенций и способствуют более эффективному освоению различных биотопов. Наряду с таксономическими и генетикопопуляционными исследованиями в последнее время значительно интенсифицировалось изучение экологических аспектов структуры вида, связанное с анализом и выделением „экологических" („физиологических") рас или видов и выяснением эколого-физиологических различий между разными внутривидовыми формами. Эти данные служат основой представлений о процессах микроэволюции и начальных этапов адаптивной радиации.

7.1. Внутрипопуляционные различия адаптивных реакций на изменение солености среды

Изучение функционального значения и механизмов поддержания внутрипопуляционного полиморфизма – одна из центральных задач современных популяционных исследований (Алтухов, 1983). Особую ценность приобретают работы, в которых применяется анализ, включающий как изучение изменений состава популяции во времени и в пространстве, так и эколого-физиологическое сравнение отдельных форм (Кирпичников, 1978). При проведении таких исследований наиболее перспективны виды, обладающие хорошо выраженным внешним полиморфизмом, что дает возможность легко дифференцировать отдельные формы и проводить анализ больших выборок. Классическими объектами такого рода являются моллюски, преимущественно наземные Pulmonata: *Cepaea, Partula, Bradybaena* и др. (Lamotte, 1959; Ford, 1975). Морские моллюски в этом отношении изучены в значительно меньшей степени, несмотря на то что многие из них, например некоторые виды рода *Littorina*, обладают сложным и ярко выраженным полиморфизмом окраски и являются удобными объектами для популяционных исследований.

В ходе комплексного изучения популяционной структуры *L. obtusata* из Белого моря разработана параметрическая система оценки полиморфизма окраски раковины этих моллюсков, основанная на анализе типа

пигмента, особенностей функциональной активности хроматофоров и их взаимодействия между собой (Сергиевский, 1979, 1983).

В наиболее общем виде раковина может быть представлена как спирально свернутый конус, нарастание которого идет по внешнему краю. По мере роста раковины происходит ее пигментация, которая обеспечивается хроматофорами, находящимися в раковинообразующем крае мантии. Возможны следующие принципиальные схемы функциональной активности хроматофоров и их взаимодействия между собой (Сергиевский, 1983).

1. Хроматофоры либо отсутствуют, либо не активны – раковина депигментирована. Если не активна часть хроматофоров, то в окраске раковины имеются депигментированные участки в виде продольных полос.

2. Хроматофоры активны и все работают в одном и постоянном пигментном режиме – раковина монотонно окрашена в один цвет. Возможно образование нескольких цветовых форм, соответствующих разным пигментам. Наиболее распространенные типы окраски: фиолетово-черная (вероятно, меланиновые пигменты), коричневая, розовая, оранжевая, желтая (вероятно, каротиноидные пигменты).

3. Все хроматофоры работают в постоянном режиме, но различаются по синтезируемым пигментам – окраска в виде чередующихся продольных полос разной пигментации и ширины. При наличии интеграции между соседними хроматофорами возможно объединение хроматофоров одного типа в комплексы – окраска в этом случае в виде широких продольных полос, число и положение которых определяется количеством и положением соответствующих интеграционных групп.

4. Все хроматофоры работают в переменном режиме, синтез пигмента периодически либо прекращается, либо меняется на синтез другого пигмента – окраска в виде регулярно чередующихся пятен разного цвета. Возможны разные типы синхронизации работы хроматофоров в параллельных рядах: а) неустойчивая синхронизация – окраска в виде беспорядочно расположенных пятен; б) однофазная синхронизация, одновременное переключение всех хроматофоров на другой пигментный режим – окраска в виде вертикальных полос разной пигментации; в) противофазная синхронизация, переключение хроматофоров одной группы на другой пигментный режим соответствует выключению этого режима в соседней группе – окраска в виде „шахматного" поля; г) смещенная синхронизация, переключение на другой пигментный режим в соседних группах с некоторым запаздыванием – окраска в виде зигзагообразных или ломаных линий.

Согласно разработанной системе классификации полиморфизма большинство фенотипов представляет собой результат комбинативного сочетания нескольких групп фенов (альтернативных признаков окраски). Выделены три основных группы фенов: 1) цвет основного пигмента: пурпурный (П), коричневый (К), оранжевый (О), желтый (Ж), пурпурно-оранжевый (ПО), бесцветный (Б) (кальцинированная поверхность) – 6 фенов; 2) распределение дополнительного пигмента в виде регулярно чередующихся пятен („шашечный" тип) – наличие шашечности (Ш) или ее отсутствие (Н) – 2 фена; 3) распределение дополнитель-

ного пигмента в виде широких продольных полос („полосатый" тип) – 1 полоса ($П_1$), 2 полосы ($П_2$), отсутствие полос ($П_0$) – 3 фена. Принцип обозначения фенотипов позиционный: 1-я позиция – фен цвета основного пигмента, 2-я позиция – фен „шашечности", 3-я позиция – фен „полосатости" Таким образом, фенотип $КШП_2$ расшифровывается как коричневый, шашечный с 2 дополнительными полосами. Расшифровка обозначений остальных фенотипов аналогична.

Полиморфизм окраски раковины *L. obtusata* полностью аналогичен полиморфизму некоторых других моллюсков (*Cepaea, Bradybaeana, Partula, Limicolaria* и др.), для которых доказана генетическая обусловленность различий между формами (Komai, Emura, 1955; Lamotte, 1959, Murray, Clarke, 1966, 1968, 1976a, 1976b; Barker, 1968). Наследственная природа полиморфизма показана и для близкого вида – *L. saxatilis*, обладающего сходной и, по-видимому, гомологичной системой полиморфизма (Pettitt, 1973a, 1973b). Все это дает основание считать полиморфизм окраски раковины *L. obtusata* также наследственно обусловленным.

Сравнение *L. obtusata* с разными фенотипами окраски раковины, собранных на побережье Белого моря, позволило установить существование у них значительных отличий адаптивных реакций на изменения солености среды (Сергиевский, Бергер, 1983, 1984). По скорости потери солей (рис. 78) исследованные фенотипы разделились на три основные группы: 1 группа – $ПНП_0$; 2 группа – $ЖШП_0$, $ПШП_1$ и $ОШП_2$; 3 группа – $ПШП_0$, $ОШП_0$ и $КШП_0$. Максимальной скоростью потери солей в дистиллированной воде отличались моллюски с окраской раковины $КШП_0$ и $ОШП_0$, а минимальной – особи фенотипа $ПНП_0$.

Особи ($ПНП_0$), отличавшиеся минимальной скоростью потери солей и соответственно наибольшей эффективностью герметизации мантийной полости, гибли в пресной воде гораздо медленнее, чем моллюски других фенотипов (рис. 79).

Сравнение особей двух фенотипов окраски раковины ($ПНП_0$) и $ЖШП_0$), наиболее значительно различающихся по эффективности герметизации раковины и устойчивости организма к экстремальному опреснению среды, показало, что на умеренные изменения солености они реагируют противоположным образом. Более устойчивые к пресной воде моллюски фенотипа $ПНП_0$ имели повышенную чувствительность

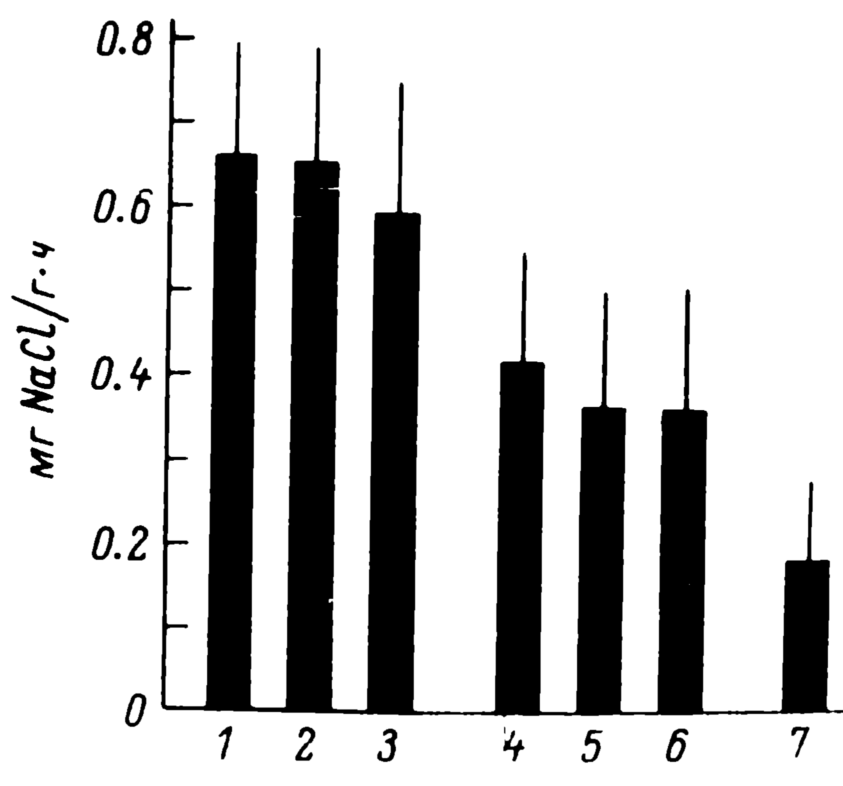


Рис. 78. Скорость потери солей особями *Littorina obtusata* с различными фенотипами окраски раковины (Сергиевский, Бергер, 1984).

По оси ординат – скорость потери солей в дистиллированной воде, мг NaCl/г·ч. Фенотипы окраски раковины: *1* – $КШП_0$, *2* – $ОШП_0$, *3* – $ПШП_0$, *4* – $ОШП_2$, *5* – $ПШП_1$, *6* – $ЖШП_0$, *7* – $ПНП_0$.

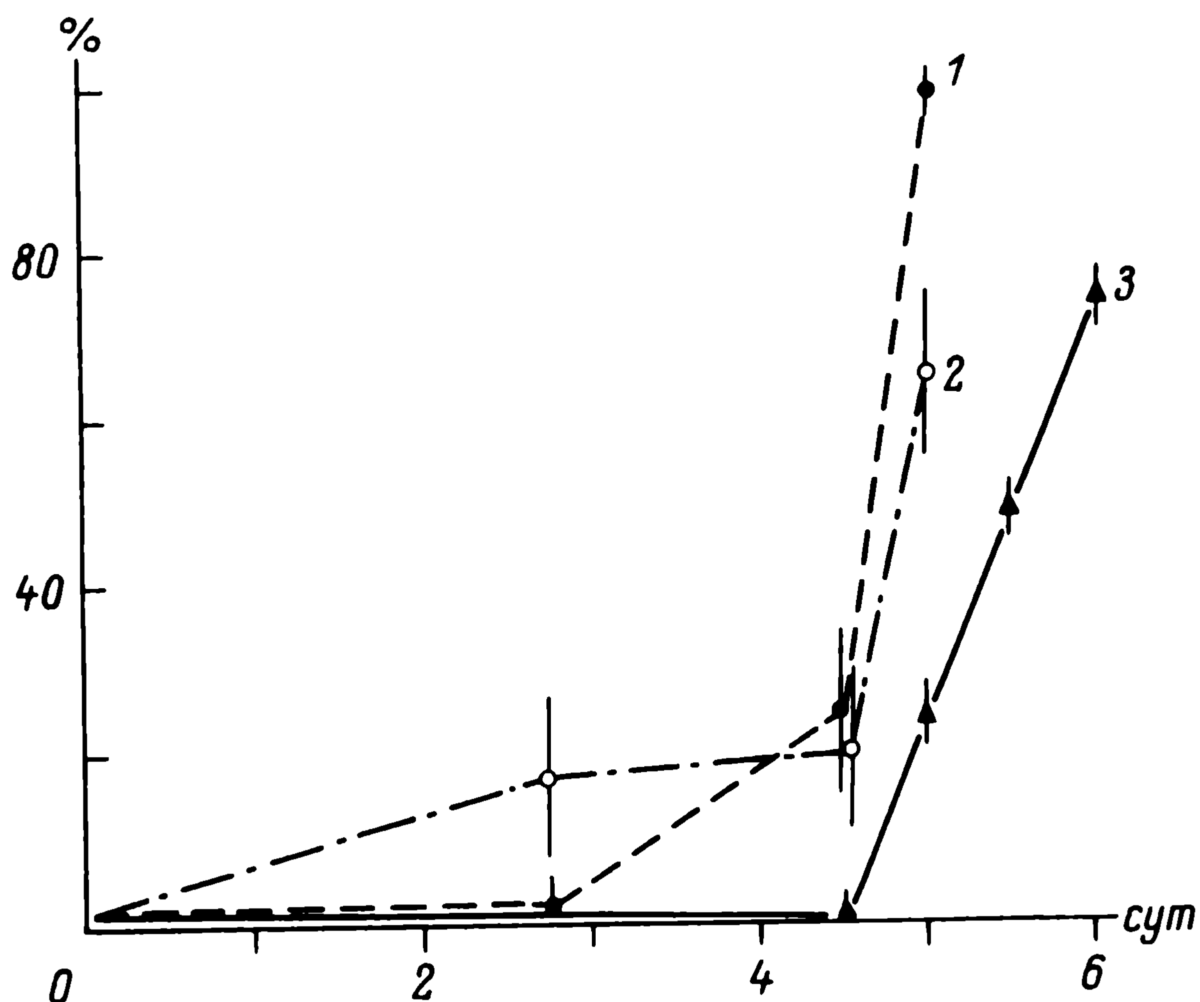


Рис. 79. Темпы смертности особей *Littorina obtusata* разных фенотипов в пресной воде (Сергиевский, Бергер, 1984).

По оси ординат – количество мертвых особей, %; *по оси абсцисс* – продолжительность пребывания в пресной воде, сут. *1* – $ПШП_г$, *2* – $ЖШП_0$, *3* – $ПНП_0$.

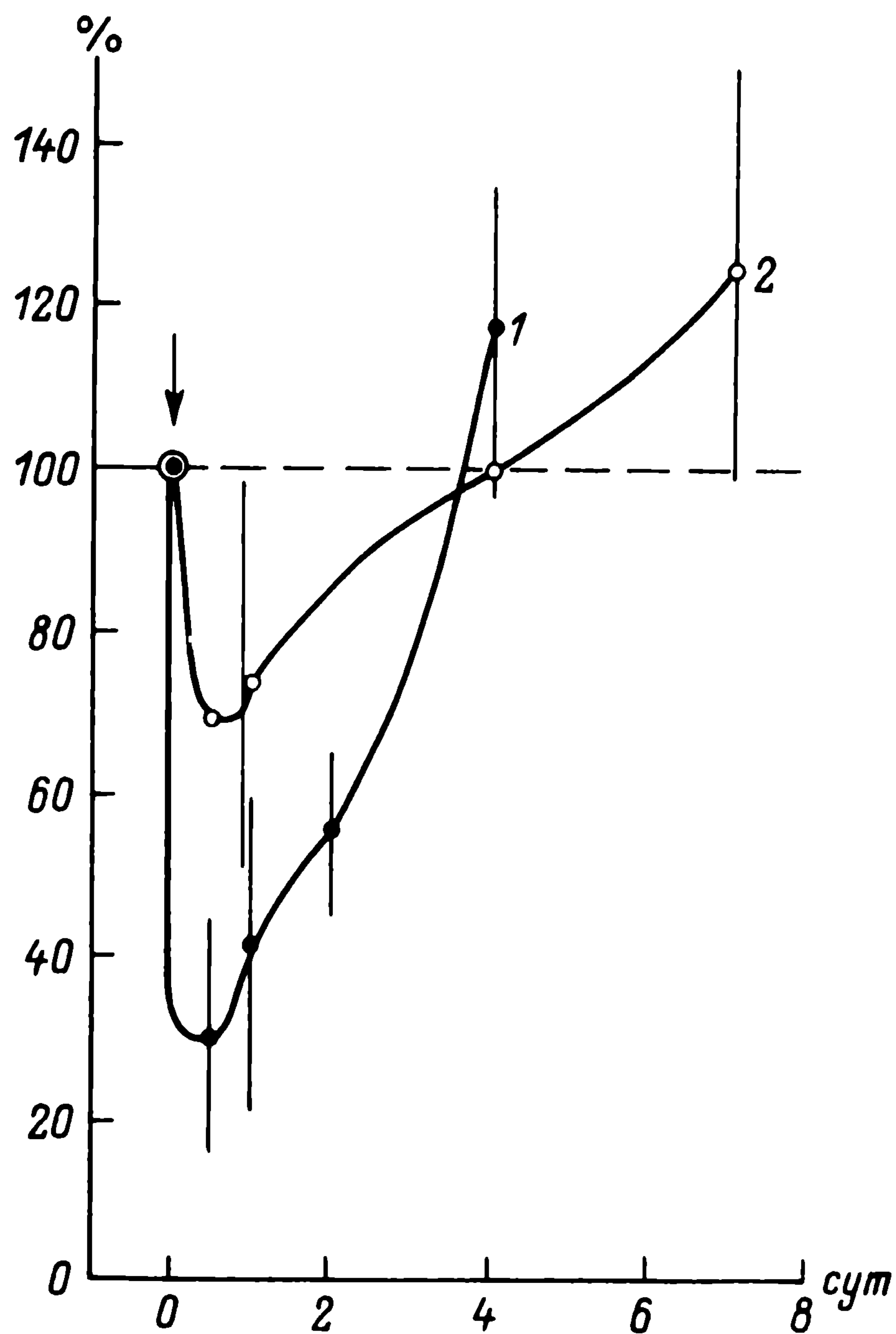


Рис. 80. Изменение интенсивности дыхания *Littorina obtusata* в процессе акклимации к солености 16 ‰ (Бергер, Сергиевский, 1986).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, % от контроля; *по оси абсцисс* – время, сут. *1* – моллюски фенотипа $ПНП_0$; *2* – моллюски фенотипа $ЖШП_0$. *Стрелка* – момент помещения литторин в воду пониженной солености; *прерывистая линия* – уровень дыхания контрольных (26 ‰) моллюсков.

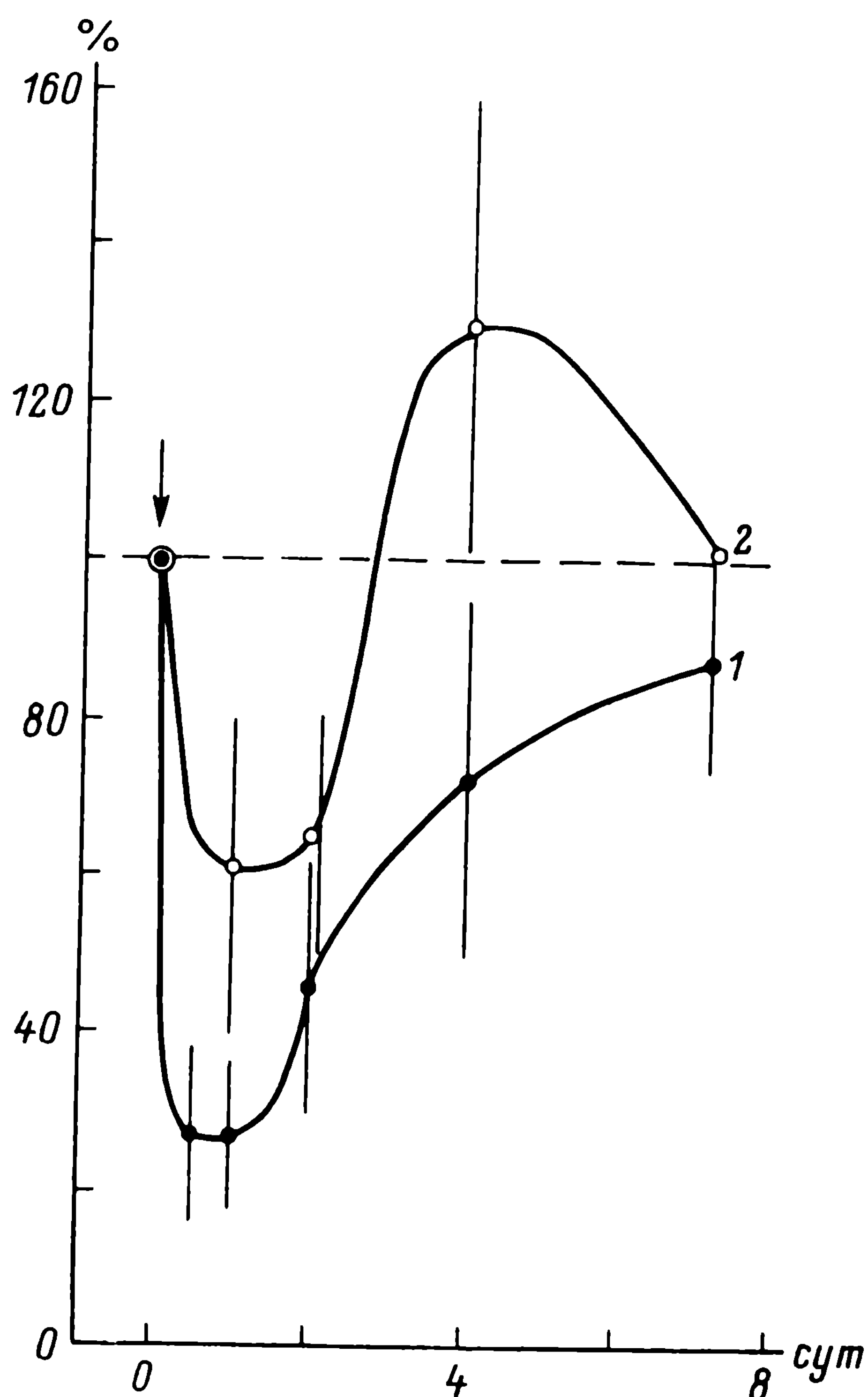


Рис. 81. Изменение интенсивности дыхания *Littorina obtusata* в процессе акклимации к солености 12 ‰ (Бергер, Сергиевский, 1986).

Обозначения как на рис. 80.

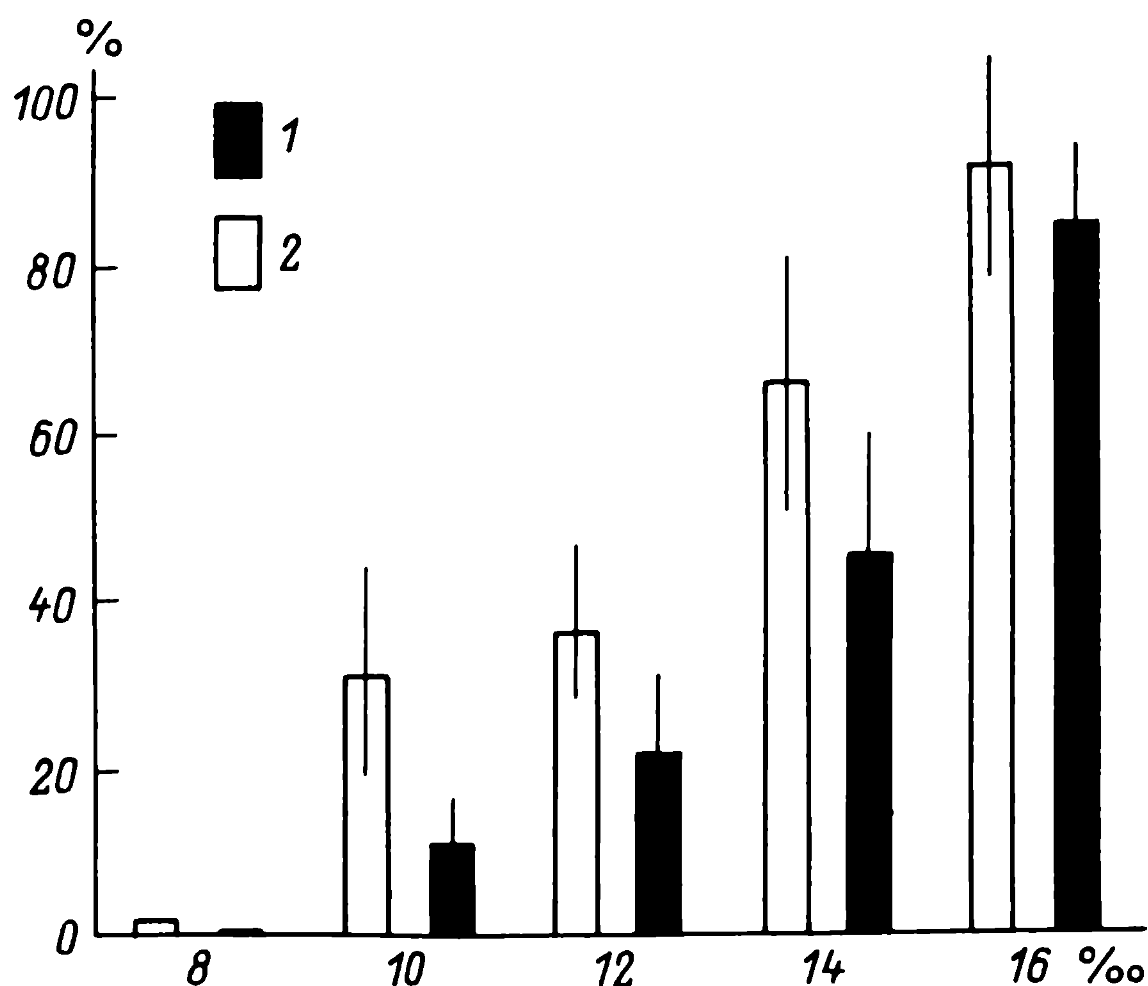


Рис. 82. Изменения количества моллюсков, активных в воде различной солености (Бергер, Сергиевский, 1986).

По оси ординат – количество активных моллюсков, %; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – моллюски фенотипа $ПНП_0$; *2* – моллюски фенотипа $ЖШП_0$.

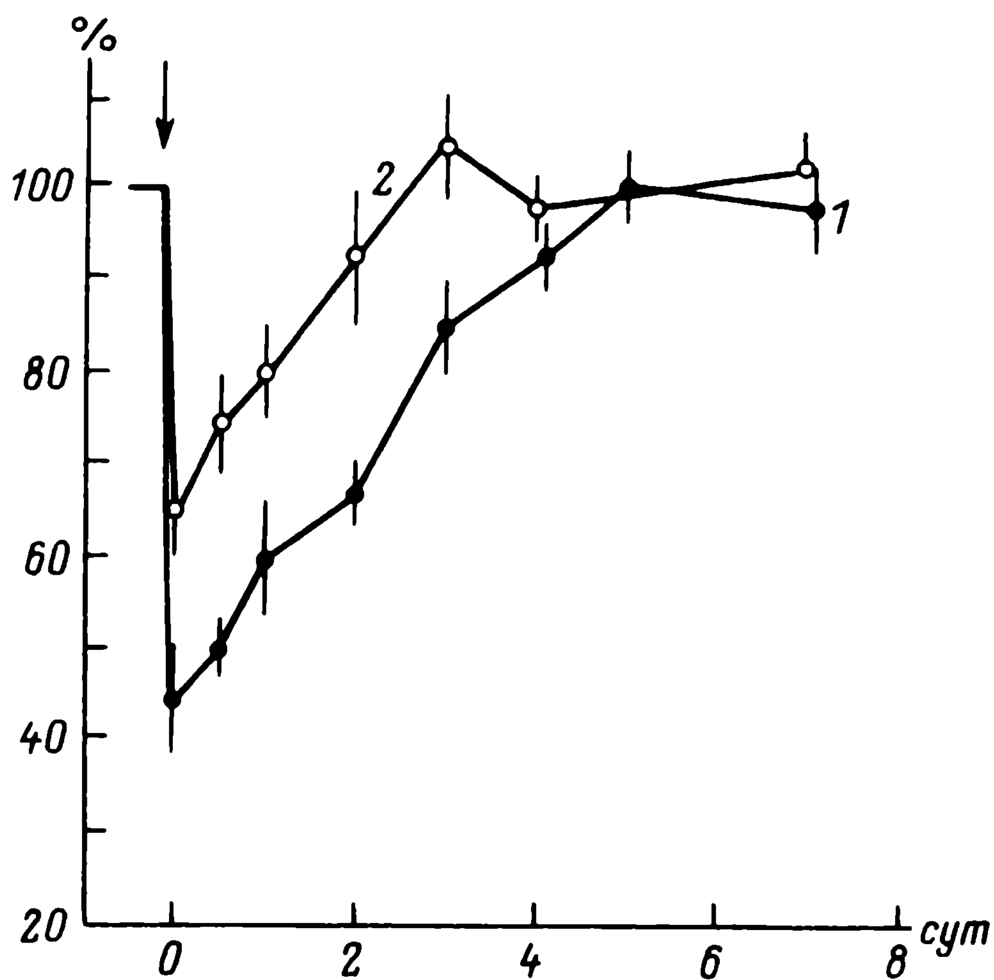


Рис. 83. Изменения количества активных моллюсков в процессе акклимации к солености 14 ‰ (Бергер, Сергиевский, 1986)

По оси ординат – количество активных моллюсков, %; *по оси абсцисс* – время, сут. Остальные обозначения как на рис. 80.

к действию разбавленной морской воды, что выражалось в большем угнетении дыхания и резком снижении количества активных особей сразу после их помещения в разбавленную морскую воду (рис.80–82). В дальнейшем по мере акклимации к пониженной солености интенсивность дыхания и активность особей фенотипа $ПНП_0$ восстанавливались медленнее, чем у литторин с окраской раковины типа $ЖШП_0$ (рис. 80, 81, 83). Таким образом, по отношению к умеренным (не вызывающим гибели) изменениям солености более толерантными являются особи фенотипа $ЖШП_0$. Литторины, имевшие окраску раковины типа $ПНП_0$, обладают в этом отношении меньшими адаптивными потенциями. Следовательно, адаптивная дифференциация систем, определяющих уровень осмотической толерантности и резистентности моллюсков, происходит на достаточно низком уровне биологической интеграции: в пределах вида или даже отдельных популяций.

Соотношение фенотипов $ПНП_0$ и $ЖШП_0$ в популяциях *L. obtusata* зависит от солености среды. В местах обитания, периодически подвергающихся резкому снижению солености (например, эстуарий р. Кереть, Кандалакшский залив Белого моря), частота встречаемости особей фенотипа $ПНП_0$ достигает 30–40%, а доля фенотипа $ЖШП_0$ не превышает 1–3% (табл. 24). В местах обитания с нормальной для Белого моря соленостью (24–26 ‰), подверженной незначительным (кроме сезонных) колебаниям (например, открытое морское побережье губы Чупа Кандалакшского залива), доля фенотипа $ПНП_0$ намного ниже, а фенотипа $ЖШП_0$ – выше, чем в эстуарных популяциях. Для района Северного Архипелага, расположенного в распресненной кутовой части Кандалакшского залива (соленость 14–18 ‰ – Луканин, Ошурков, 1981), также характерна высокая концентрация фенотипа $ПНП_0$ и очень низкая – $ЖШП_0$ (табл. 24). В Северной Атлантике при океанической солености (около 35 ‰) доля фенотипа $ПНП_0$ обычно не превышает 1–2%, тогда как особи *L. obtusata* с окраской раковины типа $ЖШП_0$ встречаются в 20–30% случаев (Sacchi, 1974; Smith, 1976).

Таким образом, физиологические различия между отдельными фенотипами являются реально селективными: изменения их соотношения

Таблица 24

Частота встречаемости особей *Littorina obtusata* с различной окраской раковины в Кандалакшском заливе Белого моря (Бергер, Сергиевский, 1986)

Место обитания	Частота встречаемости, %	
	ПНП$_0$	ЖШП$_0$
Эстуарий р. Кереть	41.0±1.56	1.1±0.33
Районы, приближенные к эстуарию р. Кереть	31.4±1.52	2.4±0.50
Северный Архипелаг Кандалакшского залива	24.2±0.46	0.96±0.11
Открытые участки побережья губы Чупа, удаленные от эстуария	5.4±0.32	6.6±0.36

в популяциях соответствуют солености среды и характеру выявленных различий соответствующих адаптаций. Эти данные подтверждают концепцию полифункциональности полиморфизма (Сергиевский, 1979, 1983), согласно которой одно и тоже свойство (например, окраска раковины) оказывает влияние на разные сферы жизнедеятельности. Вероятно, что полифункциональность – общее свойство полиморфных систем, обеспечивающее им роль универсального механизма адаптации популяций к существованию в гетерогенной внешней среде.

Существование физиологических различий, связанных с внешними признаками фенотипа, является достаточно распространенным явлением у полиморфных видов (Ford, 1965, 1975). Так, например, у наземных моллюсков рода *Cepaea* особи, различающиеся по ряду признаков окраски раковины, имеют отличие и по термоустойчивости, плодовитости и некоторым другим признакам (Sedlmair, 1956; Ruiter, 1958; Lamotte, 1959; Wolda, 1967; Steigan, 1976), причем значительное влияние на характер этих отличий оказывает генетическая специфичность отдельных популяций (Wolda, 1967). У полиморфных *Partula*, обитающих на Гавайских островах, признаки окраски раковины маркируют различия в темпах роста и плодовитости (Crampton, 1932; Murray, Clarke, 1966, 1968, 1976a, 1976b). У *Bradybaena similaris* полосатые и бесполосатые формы различаются по термостабильности и размерам (Komai, Emora, 1955). У *B. fruticum* обнаружены различия между полосатыми и бесполосыми особями по эндогенной активности и термостабильности оксидаз (Рункова и др., 1974). Особи *Chondrus bidens* с разной окраской отличаются по поведению и выживаемости в зимнее время (Алтухов, Лифшиц, 1978; Лифшиц, 1978). У *Limicolaria* определенные фенотипы обладают резко пониженной жизнеспособностью (Barker, 1968).

Наличие сопряженности между физиологическими различиями особей и внешними признаками фенотипа (в данном случае окраской раковины) имеет целый ряд возможных объяснений, из которых наиболее вероятны плейотропия и сцепление. В пользу, в частности, сцепления говорит тот факт, что у моллюсков со сложным полиморфизмом окраски раковины (изученным генетически) большая часть локусов тесно

сцеплена между собой, формируя сложный суперген (Cook, 1967; Murray Clarke, 1976a, 1976b, и др.).

Отсутствие конкретных данных гибридологического анализа не позволяет с определенностью говорить о характере наследственной обусловленности полиморфизма окраски раковины у *L. obtusata.* Однако по аналогии с данными, полученными для других полиморфных моллюсков, можно предположить, что изменчивость окраски раковины определяется по крайней мере 4 локусами, достаточно тесно сцепленными между собой. В пользу вероятного сцепления этих локусов говорит факт значительной нехватки определенных фенотипов в популяциях, что может являться свидетельством неравновесия по сцеплению. Именно на основе нехватки определенных фенотипов в популяциях было предсказано сцепление основных локусов окраски раковины у *Cepaea nemoralis,* затем подтвержденное гибридологическим анализом (Fischer, Diwer, 1934). Рядом авторов предпринимались попытки выявить существование физиологических и поведенческих различий между формами *L. obtusata*, отличающимися по окраске раковины. Были выявлены различия по отношению к свету, температуре (Sacchi, 1963), по относительным размерам (Sacchi, 1961), по предпочтению определенного горизонта и типа субстрата (Barkman, 1955; Dongen van, 1955; Bakker, 1959; Smith, 1976). В последнее время показано, что отдельные фенотипы действительно различаются по предпочтению определенных типов субстрата и горизонта литорали (Сергиевский, 1982а), а также по экстенсивности инвазии партенитами некоторых видов трематод (Сергиевский, 1982б). Приведенные выше данные о существовании различий между фенотипами, связанных с приспособлениями к пониженной солености, дополняют эту картину.

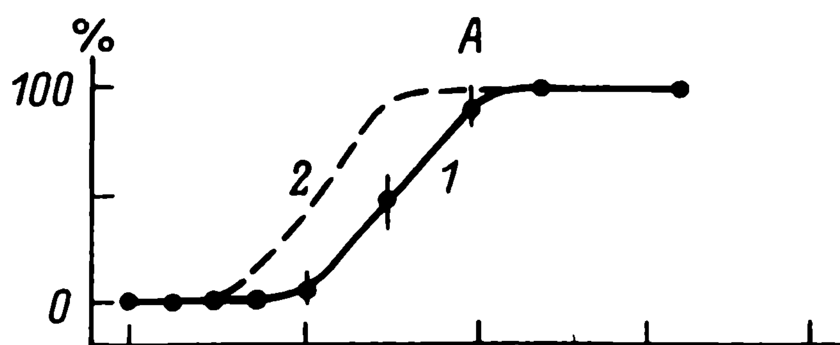
В целом можно предполагать, что признаки окраски раковины у *L. obtusata* связаны со сложным супергеном, ответственным за регуляцию ряда жизненно важных функций у особей данного вида. На основе этого следует ожидать, что система полиморфизма окраски раковины должна достаточно чутко реагировать на изменение баланса селективных факторов, отражая тем самым адаптивную перестройку генетического состава популяций к изменяющимся условиям существования.

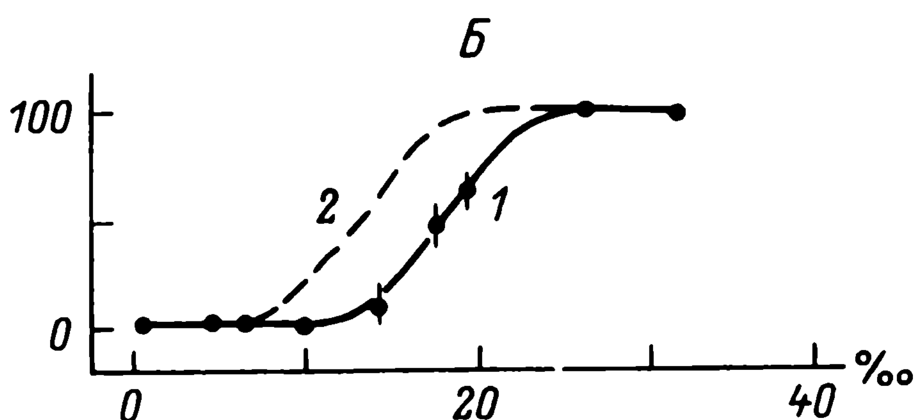
7.2. Межпопуляционные различия и адаптационная пластичность некоторых моллюсков Белого и Баренцева морей

В научной литературе наряду с обширным материалом, посвященным изучению функциональных основ эвригалинности различных гидробионтов, имеется относительно немного работ, в которых бы на основании анализа соленостных адаптаций близкородственных видов и отдельных популяций одного и того же вида изучались пути функциональной эволюции животных, имеющих морской генезис и заселивших водоемы пониженной солености. Кроме того, в подобных исследованиях в ряде случаев недостаточно четко, а иногда и вовсе не дифференцируются гено- и фенотипические компоненты адаптации организмов к различным абиотическим факторам среды, в том числе и к солености. В результате

Рис. 84. Изменение количества активных моллюсков *Littorina obtusata (А)* и *L. littorea (Б)* в зависимости от солености среды (Бергер, Чернышева, 1975).

По оси ординат – количество активных моллюсков, %; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – баренцевоморские, *2* – беломорские моллюски.





обнаружение функциональных отличий часто служит основанием для выделения сравниваемых популяций в самостоятельные физиологические расы. Вместе с тем данные автора и обширный литературный материал, приведенные выше, свидетельствуют о значительной функциональной пластичности, в результате которой обнаруженные различия могут быть следствием фенотипической адаптации представителей отдельных популяций моллюсков к солености воды в том или ином водоеме. Очевидно, что для установления природы обнаруживаемых различий необходимо, по крайней мере в эксперименте, выяснить пределы адаптационных возможностей сравниваемых популяций. Иным методом может служить сравнение представителей отдельных популяций, обитающих в водоемах различной солености, после их акклиматизации или акклимации в эксперименте к одинаковым соленостным условиям. Такой анализ межпопуляционных различий был предпринят при сравнении соленостных адаптаций литторин из Белого и Баренцева морей.

Первая серия экспериментов заключалась в определении количества баренцевоморских литторин (собранных при 32–33 ‰), активных в воде различной солености (0–32 ‰). Полученные данные (рис. 84) показали, что срабатывание изолирующего рефлекса происходит у отдельных особей баренцевоморских *L. obtusata* при снижении солености начиная с 20–25 ‰. При 10 ‰ герметизация мантийной полости была отмечена у всех особей. У *L. littorea* из Баренцева моря захлопывание крышечки происходило при солености ниже 25 ‰. У беломорских моллюсков аналогичная реакция на опреснение среды наблюдалась, как отмечалось выше, при солености 14–16 (*L. obtusata*) и 18–20 ‰ (*L. littorea*). Следовательно, баренцевоморские литторины характеризуются по этому показателю гораздо меньшей толерантностью к низкой солености, чем беломорские моллюски, относящиеся к тем же видам. В связи с этим можно предполагать, что величина пороговой концентрации морской воды, ниже которой происходит срабатывание изолирующего рефлекса моллюсков, определяется в пределах нормы реакции прежде всего соленостным режимом водоемов, в которых обитают эти организмы. Сходное заключение сделано В. В. Хлебовичем и А. В. Станкявичусом (1979) на основании результатов экспериментов на двустворчатых моллюсках *Mya arenaria*, *Macoma baltica* и *Mytilus edulis* из Балтийского моря.

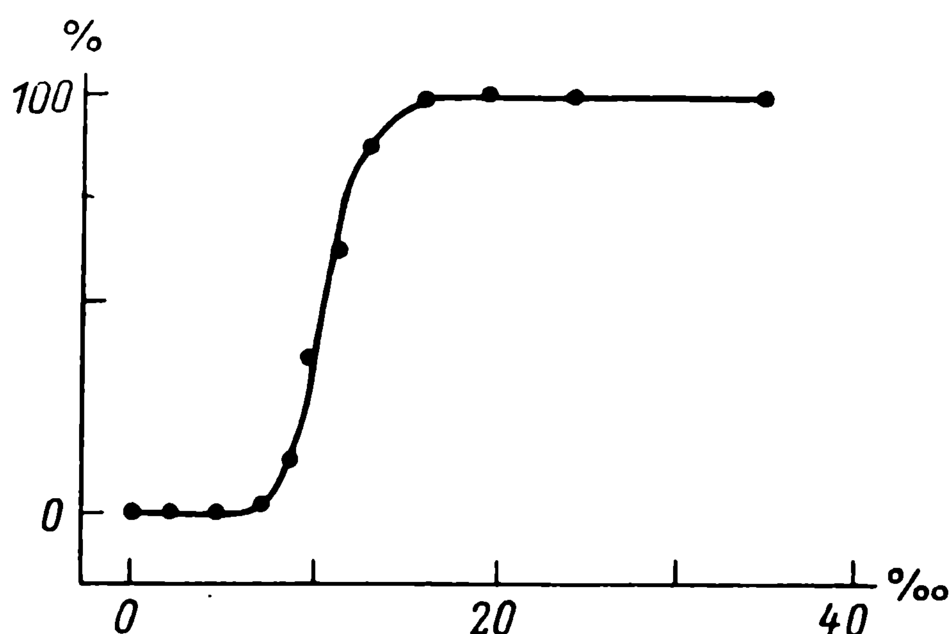


Рис. 85. Количество активных моллюсков в воде различной солености после акклиматизации баренцевоморских *Littorina obtusata* в Белом море (Бергер, 1976в).

По оси ординат – количество активных моллюсков, %; *по оси абсцисс* – соленость, ‰.

Существование отличий величины пороговых соленостей изолирующей реакции у моллюсков из водоемов с различной соленостью не дает, однако, оснований считать, что они обусловлены только экологическими особенностями сравниваемых популяций. Вполне возможно, что исследованные моллюски из Белого и Баренцева морей представляют собой самостоятельные расы, а различия их осмотической толерантности, детерминированные генетически, могут быть очень стабильны.

Значительные изменения толерантности моллюсков к низкой солености наблюдаются после их акклиматизации в водоемах, соленость которых отличается от исходной. В наших экспериментах (Бергер, Чернышева, 1975; Бергер, 1976в) баренцевоморские литторины (*L. obtusata*), собранные в августе 1971 г. при солености 32–33 ‰, были перевезены на Белое море и помещены в садок в губе Чупа. В ноябре садок был затоплен. Эксперименты продолжались вновь только после поднятия на поверхность в мае 1972 г., когда лед растаял.

Исходные различия параметров изолирующей реакции баренцевоморских литторин были весьма значительны и, как отмечалось выше (рис. 84), соответствовали солености в местах обитания моллюсков. После акклиматизации баренцевоморских *L. obtusata* в Белом море характер зависимости количества активных моллюсков от солености среды качественно не изменился. Однако за этот период произошли существенные изменения, заключающиеся в уменьшении чувствительности баренцевоморских литторин к опреснению. Сравнение этих данных (рис. 85) с соответствующими величинами, полученными в экспериментах с бело-

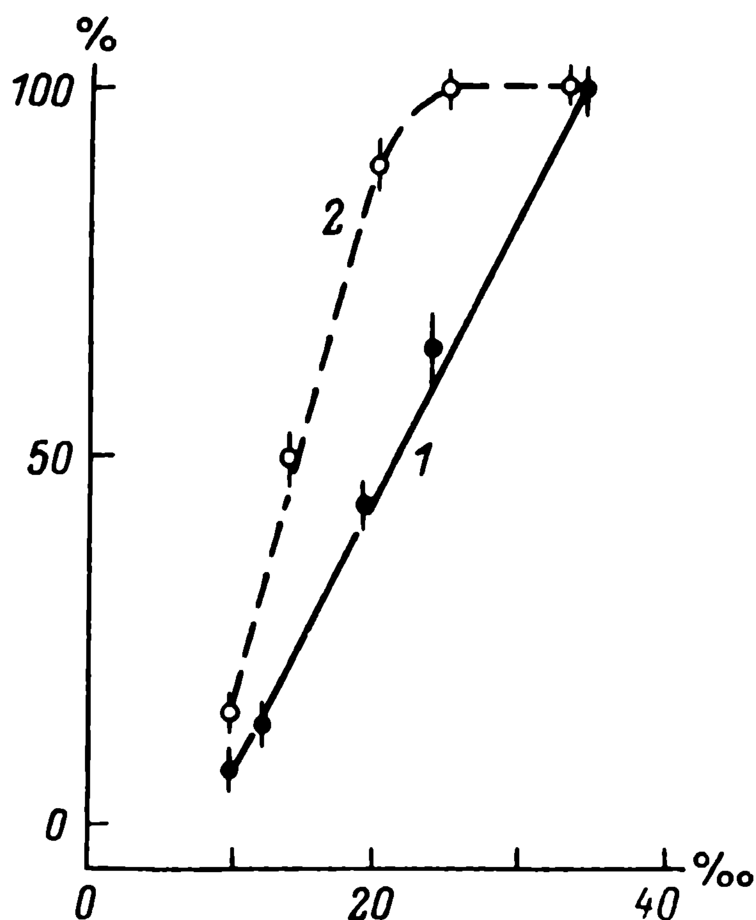


Рис. 86. Изменения интенсивности дыхания *Littorina obtusata* в зависимости от солености среды (Бергер, Чернышева, 1975).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, % от контроля; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – баренцевоморские, *2* – беломорские моллюски.

Таблица 25

Интенсивность дыхания литторин до и после акклимации к солености 14 ‰ (Бергер, 1976б)

Условия опыта	Скорость потребления кислорода, мкг/г · ч ($M \pm m$)	
	25 ‰	14 ‰
Баренцевоморские моллюски:		
до акклимации к 14 ‰	1.3±0.2	0.5±0.08
после акклимации к 14 ‰	–	1.1±0.2
Беломорские моллюски:		
до акклимации к 14 ‰	1.2±0.1	0.4±0.06
после акклимации к 14 ‰	–	1.1±0.2

морскими особями, свидетельствуют об их полной идентичности. Следовательно, физиологические различия, обнаруженные раньше, нивелировались в результате содержания баренцевоморских литторин в одинаковых с беломорскими моллюсками условиях.

Исследование изменений интенсивности дыхания в зависимости от солености среды у баренцевоморских моллюсков было произведено только на *L. obtusata* (рис. 86). Сравнение полученных данных с результатами аналогичных экспериментов на беломорских моллюсках показало, что интенсивность дыхания беломорских *L. obtusata* при 4-часовой экспозиции в воде различной солености была значительно выше и угнеталась при гораздо большем опреснении внешней среды, чем у баренцевоморских представителей этого вида. После акклиматизации баренцевоморских литторин в течение зимы в Белом море производилось их сравнение с одноразмерными местными моллюсками. Обе группы животных помещались в воду соленостью 14 ‰, где через 10 сут акклимации при температуре 7 °С у них определялась скорость потребления кислорода (табл. 25).

Полученные данные показывают, что между сравниваемыми группами моллюсков не обнаруживалось различия интенсивности дыхания не только сразу после перенесения в воду соленостью 14 ‰, но и после акклимации к этой солености. Баренцевоморские моллюски также восстанавливали до исходного уровня метаболическую активность через 10 сут пребывания в разбавленной морской воде. Следовательно, и по этому показателю можно констатировать исчезновение физиологических различий, что соответствует приведенным выше результатам аналогичных экспериментов, свидетельствующих о нивелировании различий количества активных моллюсков в воде различной солености после акклиматизации баренцевоморских литторин в Белом море.

При исследовании сорбции нейтрального красного как показателя клеточной альтерации установлено, что мышечные клетки баренцевоморских литторин обладают в исходном состоянии более высокой чувствительностью к низкой солености, чем клетки беломорских моллюсков (рис. 87). Эксперименты, выполненные уже через два месяца после того,

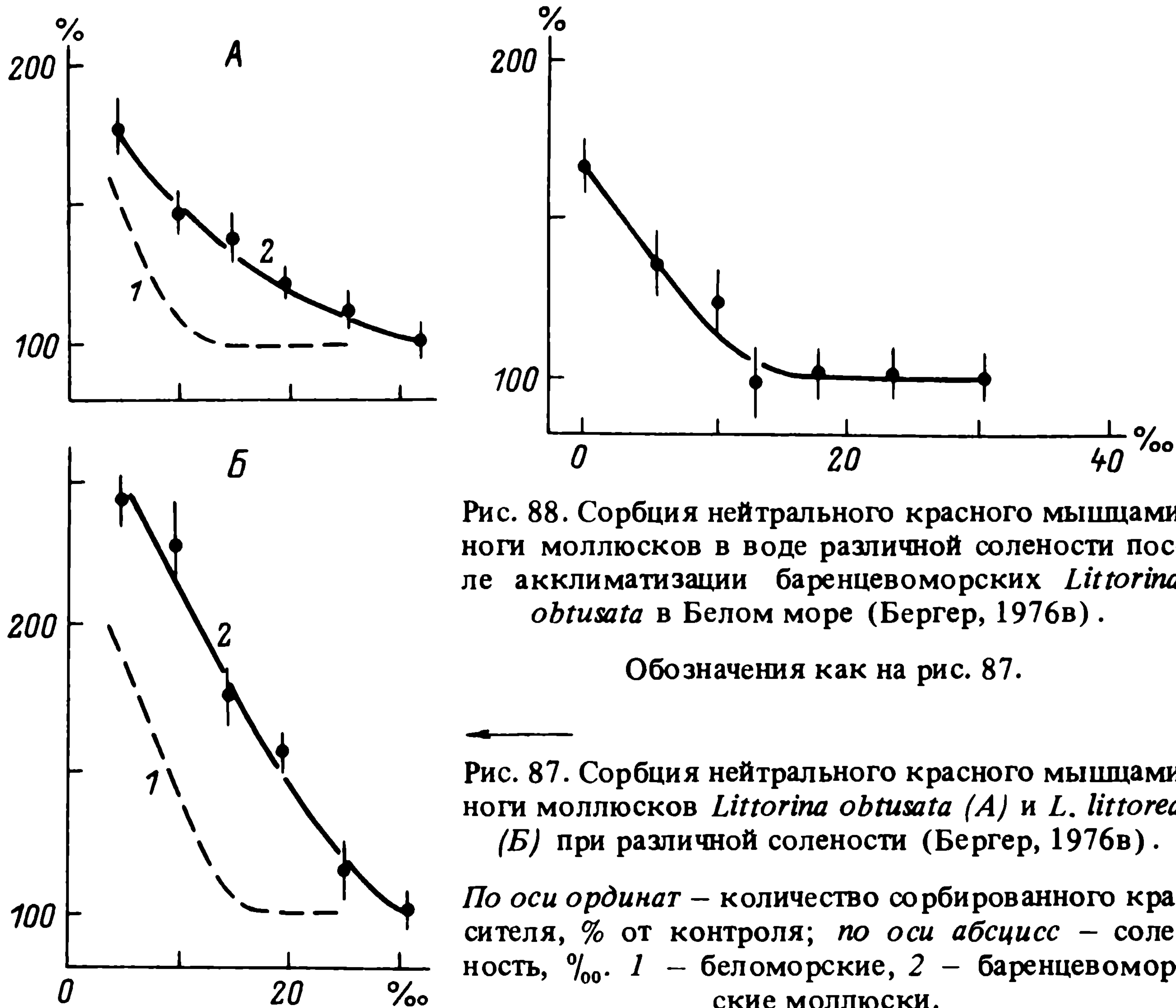


Рис. 88. Сорбция нейтрального красного мышцами ноги моллюсков в воде различной солености после акклиматизации баренцевоморских *Littorina obtusata* в Белом море (Бергер, 1976в).

Обозначения как на рис. 87.

Рис. 87. Сорбция нейтрального красного мышцами ноги моллюсков *Littorina obtusata (А)* и *L. littorea (Б)* при различной солености (Бергер, 1976в).

По оси ординат – количество сорбированного красителя, % от контроля; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – беломорские, *2* – баренцевоморские моллюски.

как моллюски, перевезенные с Баренцева моря, прожили в садке в Белом море при солености 24.2–26.9 ‰ и температуре, понизившейся за это время с 16–18 до 3–6 °С, показали, что характер зависимости сорбции красителя мышцами ноги моллюсков от солености среды не изменяется в результате акклиматизации литторин в Белом море (рис. 88). Однако за этот период произошли существенные количественные изменения, заключающиеся в уменьшении чувствительности клеток баренцевоморских литторин к низкой солености. Сравнение кривых, представленных на рис. 87 и 88, свидетельствует об их идентичности. Таким образом, физиологические различия, существовавшие прежде, нивелировались в результате содержания баренцевоморских литторин в одинаковых с беломорскими моллюсками условиях.

Чувствительность процессов эмбрионального и личиночного развития *L. obtusata* к снижению солености также изменялась в результате их акклиматизации в Белом море. Баренцевоморские литторины, обитающие при солености около 32 ‰ и размножающиеся при высокой солености (Матвеева, 1974), после акклиматизации в Белом море с августа 1971 по май 1972 г. оказались способными размножаться в новых условиях. Наблюдения, произведенные в 1972 г., показали, что первые копулирующие особи были отмечены в садке 7 июня при температуре 8 °С и солености 19.2 ‰. Одновременно с этим в природе наблюдалась массовая копуляция беломорских литторин. Откладывание кладок баренцевоморскими литторинами и последующее развитие происходили

Таблица 26

Размножение и развитие в Белом море баренцевоморских *Littorina obtusata* (Бергер, 1976в)

Дата, июнь	Температура воды, °С	Соленость воды, ‰	Количество кладок	Стадия развития
1	8	19.0	0	–
3	11	17.0	0	–
4	9	19.6	0	–
7	8	19.2	1	–
12	10	21.3	2	4–8 бластомеров
14	11	22.5	5	16–32 бластомера
18	12	23.2	37	64 "

при солености 21.3–23.2 ‰ и температуре воды 10–12 °С (табл. 26). Из отложенных кладок как в садке, так и в лаборатории вывелись вполне нормальные, жизнеспособные молодые моллюски. Выход молоди из кладок совпадал по времени с протеканием этого процесса в природе. Проведенные наблюдения позволяют заключить, что эмбриональное и личиночное развитие, являющееся одним из наиболее чувствительных к внешнему воздействию этапов онтогенеза, протекало совершенно нормально у акклиматизированных в Белом море баренцевоморских моллюсков.

При помещении баренцевоморских *L. obtusata* в пресную воду все моллюски погибали на 6-е сут, а 50% животных погибли через 3 сут пребывания в пресной воде. Результаты аналогичных опытов с беломорскими *L. obtusata* свидетельствуют об их более высокой резистентности к пресной воде. Они погибают в этих условиях через 9 (50%) и 11 (100%) сут. После акклиматизации в Белом море устойчивость баренцевоморских *L. obtusata* к пресной воде значительно увеличивалась и не отличалась достоверно от соответствующих данных, полученных на беломорских моллюсках этого вида (Бергер, 1976в).

Аналогичное явление увеличения резистентности отмечено (Бергер, 1974) и для молоди баренцевоморских *L. saxatilis*. После акклиматизации этих моллюсков в Белом море (губа Чупа) с августа 1971 по июнь 1972 г. молодь, обнаруженная в выводковых сумках самок, имела устойчивость, не отличавшуюся достоверно от соответствующих величин, полученных в экспериментах на молоди беломорских моллюсков (табл. 27).

Отличия реакций на изменения солености, обнаруживаемые при сравнении организмов из мест обитания с различной соленостью, наблюдались многими исследователями. Так, например, *Corophium curvispinum* из дельты Волги более выносливы к морской воде и растворам различных солей, чем бокоплавы того же вида из средней Волги (Медведева, 1925). Черноморские *Pontagammarus maeoticus* были разделены на две физиологические расы, отличающиеся по своей выносливости к опреснению: одни из них погибают в пресной воде через несколько часов, а другие – через 3 сут (Pora, Carausu, 1939). Каспийские *P. maeoticus*, обитающие

Таблица 27

Выживаемость молоди *Littorina saxatilis* в воде различной солености (Бергер, 1974)

Объект исследования	Контрольные условия, ‰	Выживаемость, мин ($M \pm m$)					
		5 ‰	10 ‰	14 ‰	18 ‰	20 ‰	25 ‰
Баренцевоморские моллюски	32	5	12±2	32±5	372±43	1320±91	2160
Беломорские моллюски	25	13±1	96±10	181±10	1440	–	–
Акклиматизированные в Белом море баренцевоморские моллюски	25	–	87±12	163±15	1440	–	–

при солености 12 ‰, не выживают при солености ниже 3 ‰ (Беляев, Бирштейн, 1940), тогда как рачки этого же вида из Северного Каспия, обитающие при солености 1.2 ‰, способны жить и размножаться в пресной воде (Романова, 1956). Аналогично этому существенные различия резистентности и скорости общей потери солей отмечены между пресноводными и солоноватоводными *Gammarus duebeni* (Beadle, Cragg, 1940).

Выявлено существование различий по способности к осмотической и ионной регуляции, а также по выживаемости у эвригалинных ракообразных: креветки *Palaemonetes varians* (Panikkar, 1941), краба *Callinectes sapidus* (Anderson, Prosser, 1953), изоподы *Mesidothea entomon* (Lockwood, Croghan, 1957), амфиподы *Gammarus duebeni* (Kinne, 1959), различных ракообразных Белого, Баренцева и Балтийского морей (Беляев, 1957; Виноградов, 1976).

Аналогичные данные получены и на других организмах – моллюсках, иглокожих, полихетах и т. д. Так, например, отмечено существование различных рас иглокожих, отличающихся по переносимым изменениям температуры и предпочитаемым ими глубинам и солености (Шорыгин, 1928). *Asterias rubens* из Северного моря, обитающие при солености 30 ‰, менее толерантны в отношении разбавления морской воды, чем звезды из Кильского канала, живущие при 15 ‰ (Schlieper, 1929). В Каспийском море существуют две популяции моллюска *Cardium edule*, различающиеся по осмотической устойчивости. Одни из них обитают при 50.5 ‰ (Барштейн, 1936), тогда как для представителей другой популяции соленость выше 30 ‰ летальна (Карпевич, 1946). *Hydrobia ulvae* с побережья Англии, живущие при высокой солености, не выдерживают опреснения ниже 7.7 ‰ (McMillan, 1948), в то время как гидробии из „маршей" с переменной соленостью переносили более сильное опреснение. На основании этих данных Макмилан (McMillan, 1948) предположила существование у исследованных гидробий физиологических рас, обладающих различной осмотической резистентностью.

В работах Шлипера (Schlieper, 1955; Remane, Schlieper, 1958) отмечено существование различий в интенсивности дыхания и клеточной устой-

чивости мидий из Северного моря (30 ‰) и Балтики (15 ‰). Значительные внутривидовые различия к солености среды обнаружила А. Ф. Карпевич (1955), исследовавшая солоноватоводный *Dreissena polymorpha*. Г М. Беляевым (1957) показано, что баренцевоморские и балтийские представители трех видов эвригалинных моллюсков *Mytilus edulis, Macoma baltica* и *Cardium edule* настолько сильно отличались по ряду физиологических показателей, что это дает основание считать их физиологическими расами.

Отмечены различия в скорости фильтрации у мидий из Балтики и Северного моря (Theede, 1963) и зависимости времени переживания мерцательного эпителия жабр от солености среды у баренцевоморских и беломорских мидий (Жирмунский, Виноградова, 1965; Шляхтер, 1968).

Список работ, подтверждающих существование физиологических различий у представителей одних и тех же видов из водоемов различной солености, может быть продолжен. Подробная библиография по этому вопросу приведена в обзорных работах (Prosser, 1955, 1957; Беляев, 1957; Schlieper, 1960; Kinne, 1971, и др.). Многочисленные примеры внутривидовых физиологических различий, соответствующих температурным или другим особенностям среды обитания, приводятся также в статьях и монографиях Н. И. Калабухова (1940, 1950), И. И. Шмальгаузена (1946, 1968), И. В. Кожанчикова (1948), Г. Л. Шкорбатова (1950, 1973), Проссера (Prosser, 1955), Сигэла (Segal, 1961) и др. Анализ этого литературного материала позволяет сделать общий вывод о том, что представители одних и тех же видов, обитающие в различных условиях, характеризуются, как правило, значительными физиологическими различиями.

Выявленные таким образом физиологические различия могут быть обусловлены генотипическими особенностями сравниваемых организмов. В этом случае есть основание считать отдельные популяции самостоятельными физиологическими расами. Возможно, однако, объяснить проявление физиологических различий исходя из представлений об адаптационной пластичности организмов. Приведенные выше данные, а также огромный литературный материал показывают, что различные и прежде всего эврибионтные формы способны переносить значительные внешние воздействия, претерпевая при этом морфо-функциональные изменения. Предельные дозы факторов, совместимые с нормальной жизнедеятельностью организмов, определяются их генетическими особенностями, но в этих пределах адаптивные реакции носят фенотипический характер (Лобашов, 1963). Очевидно, что для выяснения вопроса о том, детерминированы ли обнаруженные различия генетически или нет, необходимо по крайней мере провести сравнение, помещая организмы на достаточно длительный срок в одинаковые условия. В случае сохранения различий можно предполагать их генетическую обусловленность, а в случае исчезновения – фенотипический характер различий реакции на изменение факторов внешней среды. Подобные эксперименты описаны в литературе, однако их гораздо меньше, чем опытов, просто устанавливающих существование физиологических различий.

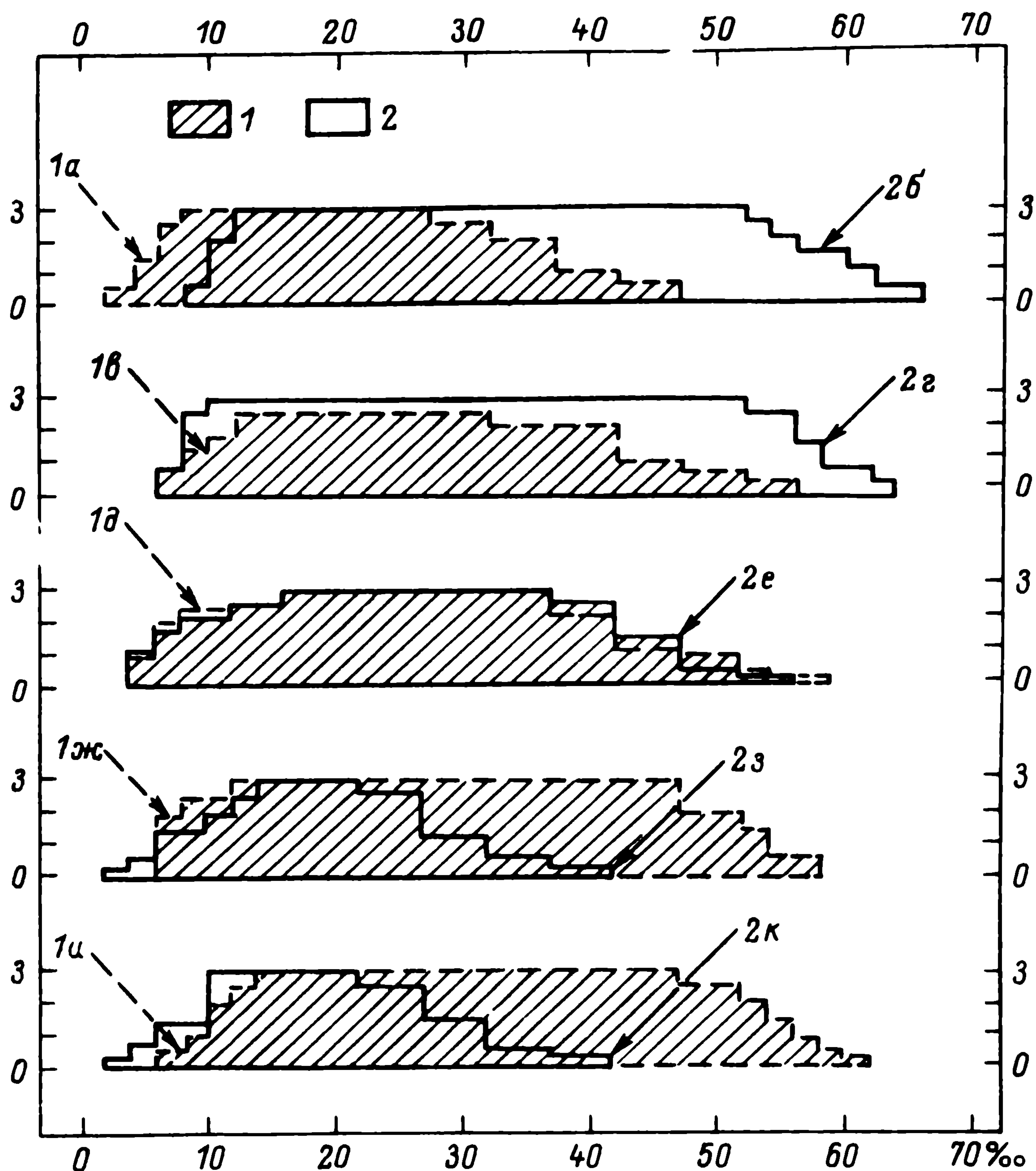


Рис. 89. Изменение активности клеток мерцательного эпителия жабр *Mytilus edulis* из Балтийского и Северного морей (Theede, 1965).

По оси ординат – ресничная активность в относительных единицах; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. *1* – балтийские мидии (соленость 15 ‰) в норме *(1а)* и после акклимации к солености 30 ‰ в течение 2 *(1в)*. 6 *(1д)*. 20 *(1ж)* и 30 *(1и)* сут; *2* – мидии из Северного моря (соленость 30 ‰) в норме *(2б)* и после акклимации к солености 15 ‰ в течение 2 *(2г)*. 6 *(2е)*. 20 *(2з)* и 30 *(2к)* сут.

Так, например, через неделю пребывания в нормальной морской воде крабы *Callinectes sapidus*, обитавшие прежде в верховьях реки, приобрели такую же толерантность и способность к осмотической регуляции, как крабы из устья (Anderson, Prosser, 1953).

По данным Шлипера (Schlieper, 1955), сравнивавшего скорость дыхания изолированных жабр мидий *Mytilus edulis* из Северного (30 ‰) и Балтийского (15 ‰) морей, начальные различия исчезали через 4–7 нед после перемещения моллюсков из одного места обитания в другое. Различия осмотической устойчивости клеток, обнаруживаемые у мидий из этих водоемов, также исчезают при перекрестной акклиматизации моллюсков (Reschöft, 1961; Theede, 1965; рис. 89).

Через 5 месяцев после выдерживания морской и речной форели *Salmo trutta* в морской воде нормальной солености между ними не было обнаружено ранее наблюдавшихся различий осмотической концентрации и содержания ионов натрия, калия и хлора в плазме крови (Gordon, 1959).

Не удалось обнаружить различий в способности к осмотической регуляции креветок *Crangon crangon* из Кильского залива (14–18 ‰) и Северного моря (30 ‰) при условии их предварительной акклимации к одинаковой солености (Flugel, 1960).

Аналогичные данные имеются и в отношении реакции на другие факторы среды. Так, например, в экспериментах Сигэла (Segal, 1956) первоначальные различия скорости сердцебиения *Actaea limatula*, взятых из разных горизонтов литорали, исчезали через 29 сут после пересадки моллюсков из одного горизонта осушной зоны в другой. Аналогичные изменения у *Mytilus edulis* происходили за 14 сут (Pickens, 1965). Тот же автор обнаружил, что различия скорости сердцебиения, отмеченные у нескольких популяций *M. edulis* и *M. californianus*, исчезали через 6 нед после перенесения моллюсков из одной местности в другую.

Список подобных примеров может быть продолжен. Многочисленные данные, свидетельствующие об исчезновении первоначальных физиологических различий при условии предварительной акклиматизации животных в одинаковых условиях, приведены в обзорных работах (Segal, 1961, Kinne, 1964, 1971; Prosser, 1977, и др.).

Таким образом, есть основание утверждать, что во многих случаях физиологические различия, обнаруженные у представителей отдельных популяций, обитающих в неодинаковых условиях, отражают значительную адаптационную пластичность организмов и носят фенотипический характер. Следовательно, при этом исследованные популяции не могут считаться самостоятельными физиологическими расами.

Сказанное не означает, однако, отрицания существования физиологических рас. Примеры генетически детерминированных отличий представителей различных популяций многочисленны и не вызывают сомнения (Калабухов, 1940, 1950; Шмальгаузен, 1946, 1968; Heuts, 1947; Stauber, 1950; Loosanoff, Nomejko, 1951; Prosser, 1957; Kinne, 1971, и др.). К сожалению, многочисленны и противоположные случаи, когда физиологические различия считаются генетически определенными и возводятся в ранг признаков отдельных рас без достаточных оснований. В связи с этим необходимо, на наш взгляд, чтобы сравнительные эксперименты на организмах, выдержанных достаточное время в одинаковых условиях, стали обязательными при исследовании внутривидовых физиологических различий. На этом настаивают многие авторы (Schlieper, 1960; Kinne, 1964, и др.), в том числе Сигэл (Segal, 1961, с. 136), писавший: „...мы не будем говорить о различиях расового порядка, если не выполнены эксперименты по взаимной пересадке животных различных, географически разделенных популяций".

Выполнение подобного требования вызывает, однако, значительные трудности. В связи с этим возникает вопрос об использовании более доступных методов, позволяющих оценить допустимые значения

абиотических факторов, в пределах которых возможны функциональные перестройки, обусловленные способностью живых систем к фенотипической адаптации. Какой-либо универсальный метод, одинаково пригодный для всех организмов, находящихся на разных стадиях онтогенеза или различающихся по уровню филогенетического развития, найти, по-видимому, невозможно. Существует, однако, несколько методов, в различной степени отвечающих предъявленным требованиям.

А. Ф. Карпевич (1946) предложила адаптировать исследуемые организмы, изменяя соленость среды на 2 ‰ каждые двое суток. При очевидных преимуществах постепенного воздействия на организм остается, однако, непонятной причина, по которой выбраны эти, а не иные величины изменения солености и времени действия этих изменений.

Шлипер (Schlieper, 1960) считает, что для сравнения необходимо выдерживать особей разных популяций при одинаковой солености и температуре не менее 2–4 нед. Отметим, что этот срок в большинстве случаев является достаточным для завершения акклимации различных организмов к изменениям солености (Хлебович, Бергер, 1975). В связи с этим был предложен метод ступенчатой акклимации, позволяющий выявить пределы „потенциальной эвригалинности" различных моллюсков (Хлебович, Кондратенков, 1971; Кондратенков, 1976; Хлебович, Станкявичус, 1979). Суть его заключается в том, что моллюски в течение срока, достаточного для акклимации (2 нед), выдерживались при солености, соответствующей верхней и нижней границам оптимального диапазона. После их смещения животные вновь в течение двух недель акклимировались к солености, отвечающей новому положению границ оптимального соленостного диапазона. Такая процедура продолжалась до тех пор, пока не прекратилось адаптивное увеличение количества активных моллюсков при изменении солености среды. В результате удалось расширить диапазон 100%-ной активности беломорских *Hydrobia ulvae* до 6–76 ‰ вместо исходных величин 14–35 ‰ (рис. 90). При этом верхний соленостный предел адаптации не был достигнут. На наш взгляд, метод, предложенный этими авторами, является одним из наиболее адекватных способов установления пределов фенотипической адаптации, хотя, по-видимому, уступает перекрестной акклиматизации особей разных популяций.

Выявление путем ступенчатой акклимации пределов фенотипической пластичности реакций организма на изменение солености может быть ускорено за счет стимуляции адаптационного процесса дибазолом и некоторыми другими адаптогенами, как это показано для беломорских моллюсков *Hydrobia ulvae* и *Mytilus edulis* (Хлебович, 1981).

Следует также отметить, что в ряде случаев и перекрестной пересадкой не удается устранить физиологических различий представителей отдельных популяций, которые, однако, могут и не быть разными физиологическими расами. Причина этого заключается, вероятно, в том, что фенотипические изменения, возникающие на самых ранних этапах онтогенеза, наиболее устойчивы и в ряде случаев могут сохраняться в течение всей жизни организма, несмотря на последующие изменения экологической ситуации (Kinne, 1962). Более надежным в этом случае является сравнение организмов второго поколения, родившихся и выросших

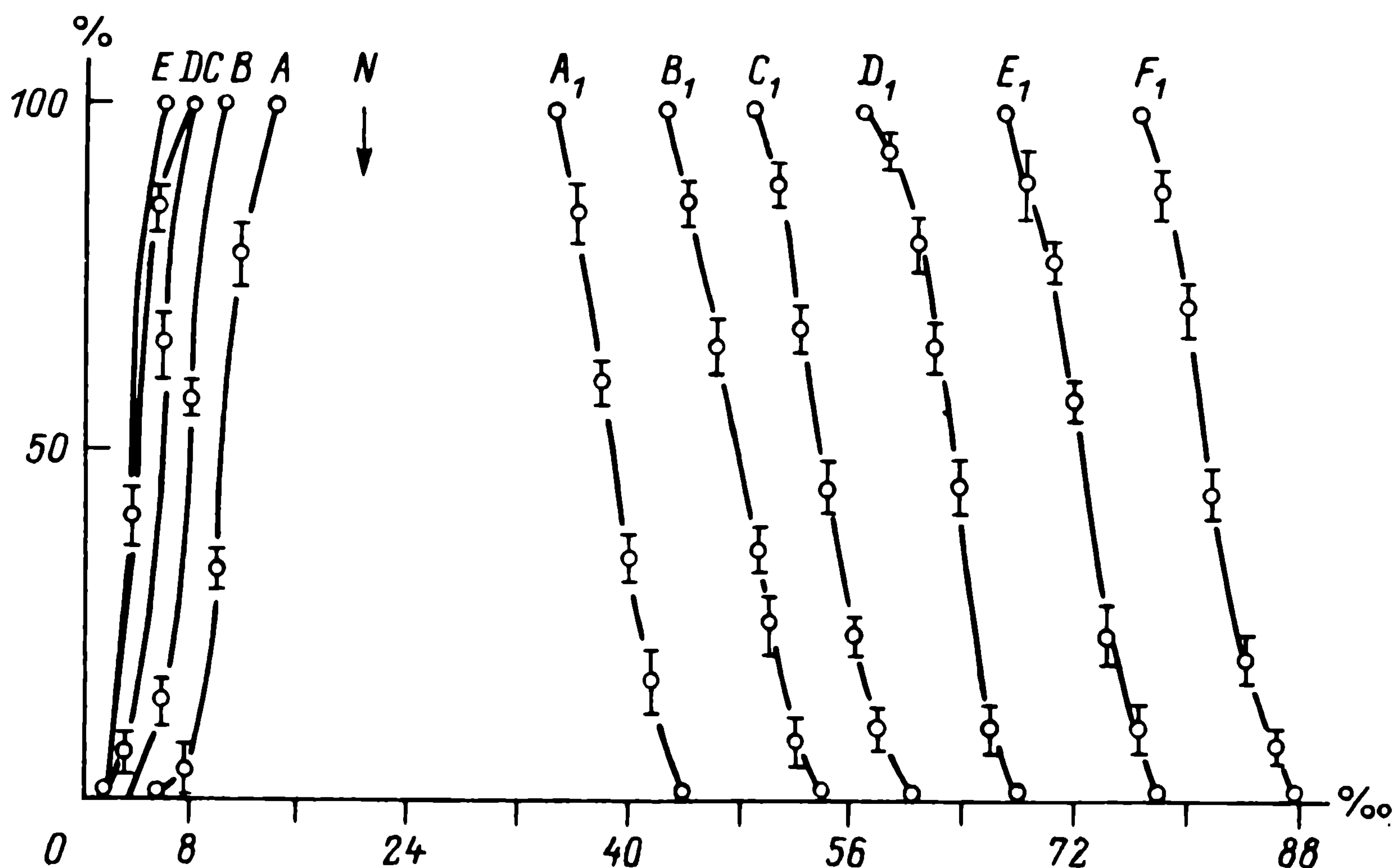


Рис. 90. Изменение соленостной толерантности *Hydrobia ulvae* при ступенчатой акклимации к повышенной и пониженной солености (Хлебович, Кондратенков, 1973).

По оси ординат – количество активных особей, %; *по оси абсцисс* – соленость, ‰. A–A_1 – исходный диапазон 100%-ной активности (без акклимации); B–B_1 – новые границы этого диапазона после акклимации соответственно к A и A_1 и т. д. N – соленость морской воды в норме.

в одинаковых условиях. Заканчивая обсуждение вопроса о критериях физиологических рас, следует еще раз подчеркнуть необходимость разработки и использования адекватных методов анализа физиологических различий организмов, принадлежащих к популяциям, обитающим в неодинаковых условиях. Без этого невозможны правильное объяснение природы наблюдаемых различий и дальнейший анализ некоторых экспериментальных данных, лежащих в основе наших представлений о процессах микроэволюции.

7.3. Влияние паразитов на систему соленостных адаптаций моллюсков

Одна из задач работы состояла в изучении особенностей соленостных адаптаций моллюсков, находящихся в разных функциональных состояниях. Частичный анализ этой проблемы предпринят на основании данных, характеризующих изменения процессов адаптации моллюсков в период их размножения. Однако недостаточно четко определенное, хотя и очень часто используемое представление об особенностях функционального состояния не ограничивается только теми изменениями, которые происходят в организме в период размножения. Сюда же могут быть отнесены и многие другие функциональные отличия. В связи с этим представляется весьма важным рассмотреть то влияние, которое оказывают паразиты на систему соленостных адаптаций хозяина. Изучение этого вопроса

Таблица 28

Толерантность *Hydrobia ulvae* к пониженной солености (Бергер, 1976г)

Соленость, ‰	Количество активных моллюсков, %			
	стерильные		зараженные	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
6	0	5	0	5
8	3±1	5	4±1	4
10	27±3	6	–	–
12	48±4	5	50±4	7
14	98±2	4	96±3	5
16	100	5	100	4

Таблица 29

Толерантность *Hydrobia ulvae* к пониженной солености (Бергер, 1976г)

Объект исследования	Время открывания раковины, с			
	10 ‰		12 ‰	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Стерильные гидробии	64±4	20	37±3	18
Зараженные гидробии	60±6	11	39±2	13

целесообразно даже на том основании, что в большинстве случаев подопытные животные априорно рассматриваются как стерильные, хотя на самом деле их зараженность различными паразитами может быть очень велика, а в отдельных случаях достигает почти 100%.

Для моллюсков наиболее часто встречающимися и наиболее значимыми паразитами являются различные трематоды, вызывающие ряд существенных изменений в организме хозяина (Догель, 1962; Гинецинская, 1968, и др.). В связи с задачей данной работы нас интересовали только изменения, происходящие в системе соленостных адаптаций моллюсков при их заражении трематодами. Литературные данные по этому вопросу весьма ограничены. Известно, что зараженные моллюски обычно менее резистентны к действию таких абиотических факторов среды, как пониженное содержание кислорода (Oliver, Brand, 1953) и повышенная температура (Vernberg, Vernberg, 1963). Относительно изменений осмотической резистентности и толерантности моллюсков, вызванных их паразитарным заражением, сведения, насколько нам известно, отсутствуют.

Беломорские *Hydrobia ulvae* заражены партенитами трематод *Maritrema subdolum, Microphallus somateriae, Paramonostomum alveatum* и *Cryptocotyle* sp. Чаще других встречались *M. subdolum* и *Cryptocotyle* sp. Наибольшая экстенсивность заражения (до 94%) отмечена у крупных моллюсков, высота раковины которых достигала 1–1.3 см, тогда как

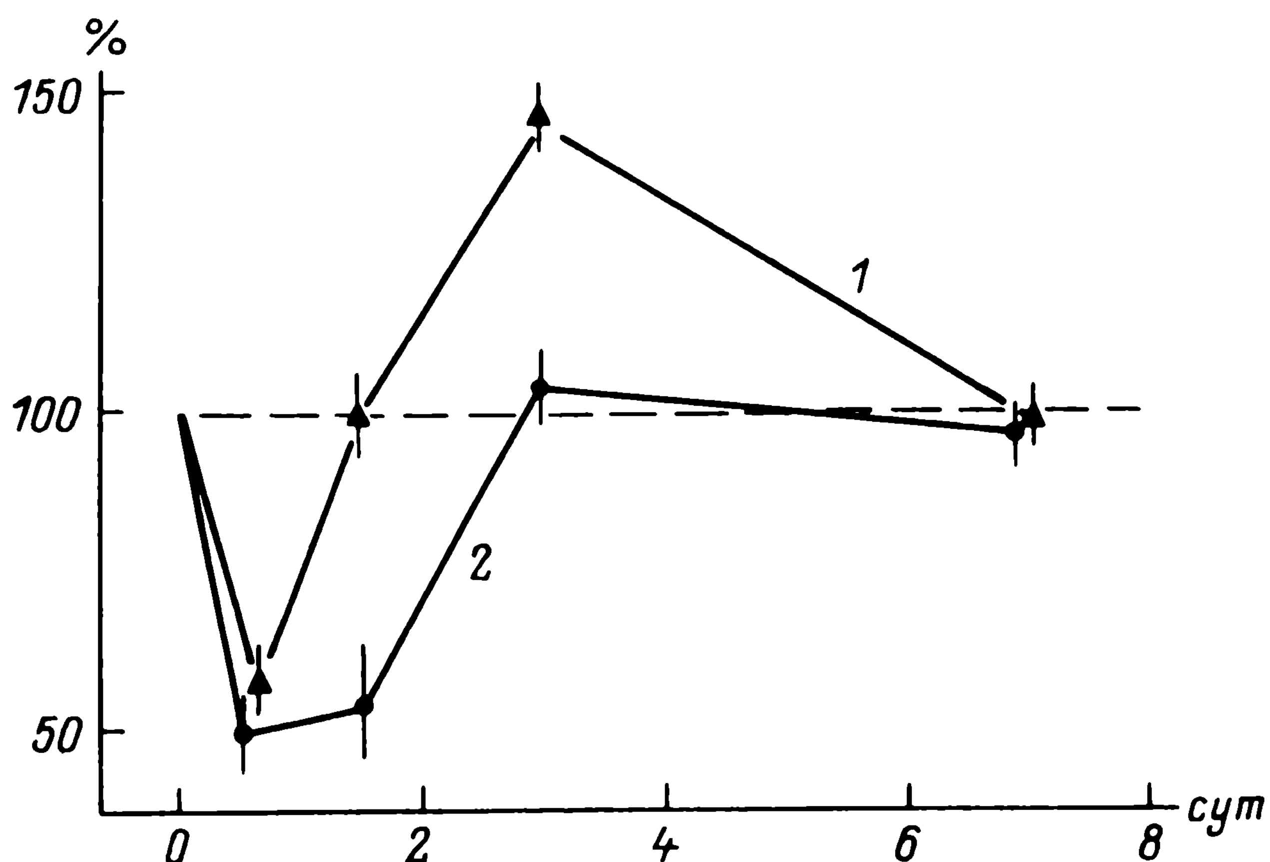


Рис. 91. Изменение интенсивности дыхания зараженных *(1)* и стерильных *(2)* *Hydrobia ulvae* в процессе акклимации к воде пониженной (14 ‰) солености (Бергер, 1976 г).

По оси ординат – скорость потребления кислорода, % от контроля *(прерывистая линия)*; *по оси абсцисс* – время, сут.

мелкие особи (0.4–0.6 см) имели гораздо более низкую зараженность, варьировавшую в местах сбора моллюсков в отдельные годы (1967–1974 гг.) от 3 до 13% (Бергер, 1969б, 1975а).

Тестирование количества моллюсков, активных в диапазоне низких пороговых концентраций морской воды, показало, что между зараженными и стерильными гидробиями не существует достоверных различий (табл. 28). Сравнение осмотической толерантности зараженных и стерильных гидробий, произведенное путем определения скорости открывания раковины, показывает, что зараженные гидробии также не отличались от стерильных (табл. 29).

В следующей серии экспериментов исследовались изменения скорости дыхания зараженных и стерильных моллюсков в процессе их акклимации к воде пониженной солености (14 ‰). Данные, характеризующие скорость дыхания изученных моллюсков, представлены в относительных величинах (в процентах от контроля, т. е. от интенсивности дыхания исследуемых организмов в воде соленостью 25.8 ‰), что дает возможность произвести сравнение данных, полученных на стерильных и зараженных моллюсках. Согласно результатам этих экспериментов (рис. 91), интенсивность потребления кислорода через 10 ч после помещения моллюсков в разбавленную морскую воду уменьшалась до 56% от контрольного уровня у зараженных гидробий и до 49% – у стерильных моллюсков. Эти различия, однако, были статистически недостоверны. По мере акклимации к солености 14 ‰ дыхание моллюсков восстанавливалось и достигало контрольного уровня или даже превышало его на третьи сутки после начала опыта. При этом процесс адаптивного восстановления интенсивности дыхания оказался более эффективным у зараженных гидробий. Исходя из полученных данных, можно сделать заключение о том,

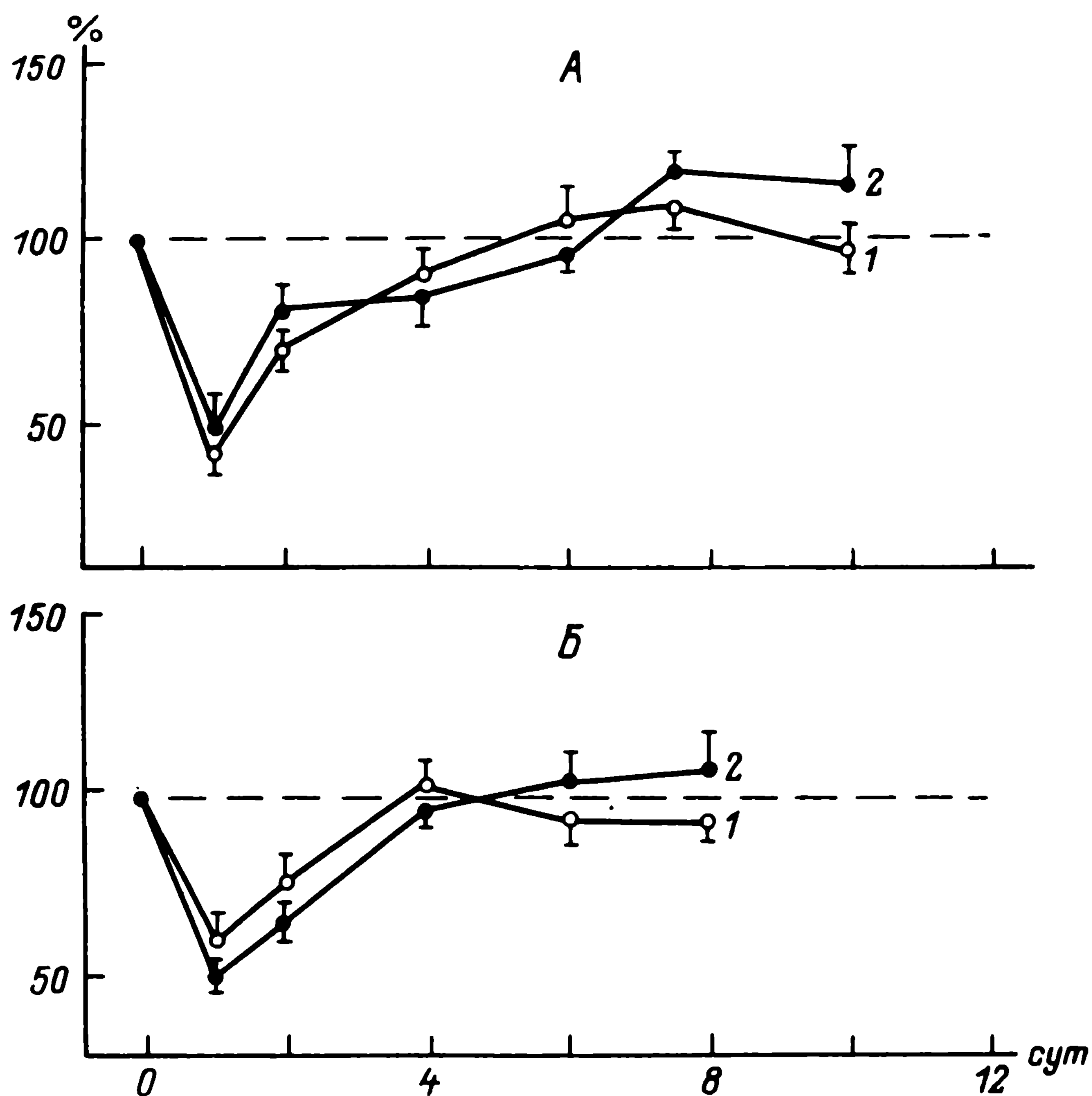


Рис. 92. Изменения интенсивности дыхания зараженных *(2)* и стерильных *(1) Littorina saxatilis* в процессе акклимации моллюсков к солености 14 *(А)* и 35 *(Б)* ‰ (Бергер, 1980).

По оси ординат – интенсивность дыхания, % от контроля *(прерывистая линия)*; *по оси абсцисс* – время, сут.

что паразиты исследованных моллюсков не оказывают угнетающего воздействия на адаптивное восстановление интенсивности энергетического метаболизма хозяина. Более того, как показывает сравнение, у зараженных гидробий этот процесс происходит быстрее и с большей эффективностью.

Отсутствие существенных отличий скорости и степени адаптивного восстановления интенсивности дыхания отмечено и при сравнении стерильных и зараженных литторин *Littorina saxatilis*, акклимировавшихся к солености 14 и 35 ‰ (рис. 92). Литторины, зараженные сосальщиками *Microphallus pygmaeus* и *Podocotyle atomon*, полностью акклимировались к изменениям солености в течение 6 (14 ‰) и 4 сут (35 ‰). При этом интенсивность их дыхания, снижавшаяся в первое время после смены солености, восстанавливалась полностью, как и у стерильных моллюсков.

Таким образом, процессы фенотипических адаптаций изученных моллюсков к умеренным изменениям солености, не выходящим за пределы диапазона их толерантности, не подвергаются угнетающему воздействию со стороны паразитирующих в них трематод. Отсутствие угнетающего влияния паразитов на осмотическую толерантность хозяина

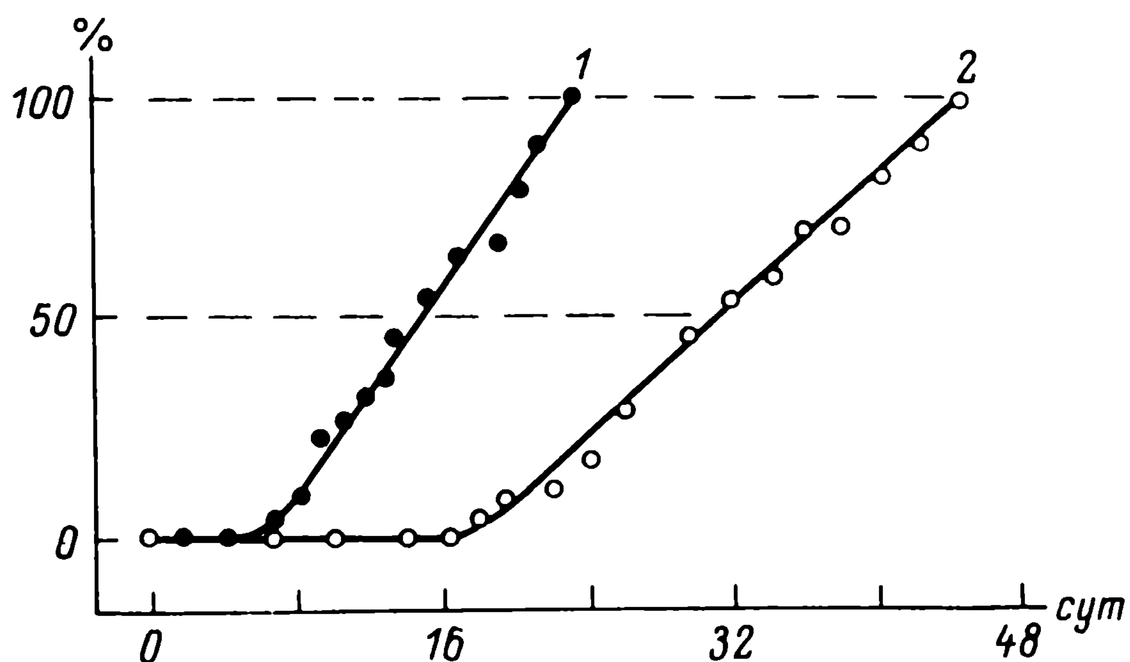


Рис. 93. Устойчивость зараженных *(1)* и стерильных *(2)* *Hydrobia ulvae* к пресной воде (Бергер, 1976 г).

По оси ординат – количество мертвых моллюсков, %; *по оси абсцисс* – время, сут.

подтверждается также результатами экспериментов, выполненных на моллюсках *Nassarius obsoletus* (Sindermann, Rosenfield, 1957). Согласно этим данным, зараженные и стерильные моллюски не отличались по интенсивности дыхания в воде различной солености.

Резистентность зараженных и стерильных гидробий определялась по продолжительности жизни моллюсков в пресной воде. Согласно полученным данным (рис. 93), сравниваемые моллюски обладают различной устойчивостью. Стерильные животные переживали в пресной воде в 2 раза дольше, чем зараженные. Гибель 50 и 100% подопытных моллюсков наступала после помещения в пресную воду соответственно на 15-е и 24-е сут – у зараженных и на 31-е и 44-е сут – у стерильных гидробий. Снижение устойчивости к пресной воде коррелирует с уменьшением резистентности зараженных гидробий к обсыханию. Через 14 сут пребывания на воздухе при температуре 16–19 °С зараженные гидробии погибали на 90%, а стерильные – на 69% (Бергер, Кондратенков, 1974).

Наблюдающееся снижение устойчивости зараженных моллюсков настолько значительно, что на его фоне не проявляется зависимость выживаемости моллюсков в условиях экстремально низкой

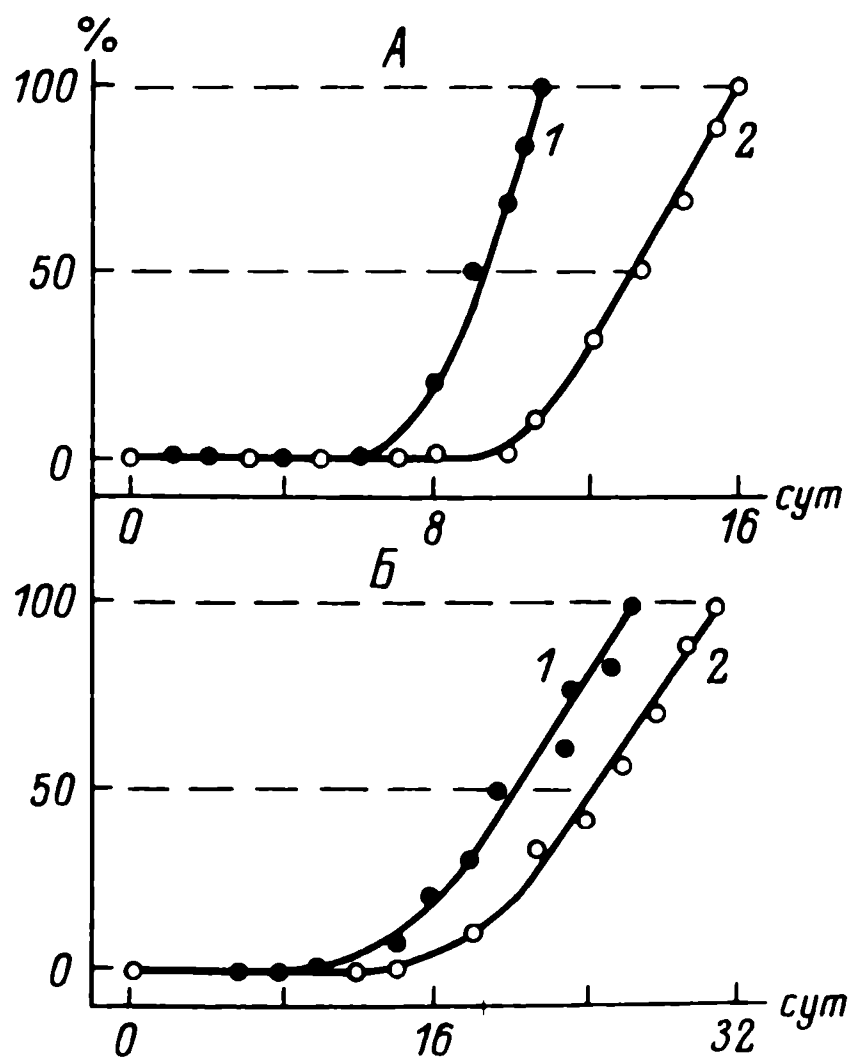


Рис. 94. Устойчивость зараженных *(1)* и стерильных *(2)* *Littorina saxatilis* к пресной воде *(А)* и обсыханию *(Б)* (Бергер, 1980).

Остальные обозначения как на рис. 93.

Таблица 30

Скорость потери солей зараженными и стерильными *Hydrobia ulvae* (Бергер, Кондратенков, 1974)

Объект исследования	Число измерений	Скорость потери солей, мкг NaCl/ч ($M \pm m$)	
		2 ч	12 ч
Стерильные гидробии	5	7±1	1.2±0.3
Гидробии, зараженные *Cryptocotyle* sp.	5	20±2	2.6±0.5
Гидробии, зараженные *Maritrema subdolum* и *Microphallus somateriae*	8	12±2	2±0.2

солености от их размеров. По аналогии с ситуацией, описанной выше, можно было ожидать, что крупные (в данном случае зараженные) гидробии будут гибнуть в пресной воде медленнее, чем мелкие (стерильные) животные. Однако, согласно полученным данным, при заражении зависимость резистентности моллюсков от их размеров нарушается. Зараженные *L. saxatilis* погибали на воздухе и в пресной воде гораздо быстрее, чем стерильные моллюски (рис. 94).

Таким образом, полученные данные подтверждают имеющиеся сведения о пониженной резистентности зараженных моллюсков к изменениям различных абиотических факторов внешней среды.

Как отмечалось выше, устойчивость моллюсков к экстремально низкой солености и отчасти к обсыханию зависит от совершенства герметизации мантийной полости. В связи с этим можно было ожидать, что зараженные моллюски, обладающие меньшей устойчивостью, будут отличаться от стерильных и снижением эффективности изолирующей реакции.

Действительно скорость потери солей у зараженных гидробий была в 2–3 раза выше, чем у стерильных животных (табл. 30). Кроме того, следует отметить, что паразиты разных видов по-разному влияют на изоляцию организма. Так, в случае заражения гидробий *Cryptocotyle* sp. скорость потери солей была более высокой, чем при заражении моллюсков трематодами двух других видов.

У зараженных литторин *L. saxatilis* скорость потери солей в дистиллированной воде также почти в 4 раза выше таковой у стерильных моллюсков и составляла соответственно 0.87 ± 0.04 и 0.26 ± 0.02 мг NaCl/г·ч (Бергер, 1980).

На основании этих данных можно сделать вывод, что одной из основных причин снижения устойчивости является нарушение паразитами деятельности механизмов, обеспечивающих изоляцию организма хозяина от неблагоприятных воздействий внешней среды. При этом, однако, не происходит заметных нарушений чувствительности изолирующей реакции моллюсков, о чем свидетельствует отсутствие различий между зараженными и стерильными моллюсками по таким показателям, как количество активных животных и скорость открывания крышечки при умеренных изменениях солености. Можно предполагать, что пара-

зиты моллюсков снижают эффективность герметизации мантийной полости и вместе с тем не оказывают существенного влияния на афферентное звено изолирующего рефлекса.

Воздействие паразитов на систему этологических реакций не ограничивается только угнетением способности моллюсков к изоляции от внешней среды. В комплексе адаптаций к солености весьма важны такие поведенческие акты, как выбор оптимальных соленостей и миграции моллюсков при сезонных изменениях условий существования. К числу этих форм адаптивного поведения можно также отнести описанную нами (Бергер, Ковалева, 1976) миграцию эстуарных беломорских моллюсков *L. saxatilis* из верхних горизонтов приливно-отливной зоны в нижнюю литораль и верхнюю сублитораль, характеризующиеся меньшей изменчивостью солености и других гидрологических условий. В связи с этим весьма важно, что зараженные моллюски оказываются неспособными к подобным адаптивным поведенческим реакциям. Согласно наблюдениям ряда авторов (Sindermann, Farrin, 1962; Williams, Ellis, 1975), брюхоногие моллюски *L. littorea*, зараженные различными дигенетическими сосальщиками, обладали гораздо меньшими по сравнению со стерильными животными потенциями к миграциям из литорали в сублитораль при наступлении неблагоприятных условий существования, в результате чего увеличивалась гибель зараженных моллюсков. Кроме того, у зараженных моллюсков происходит нарушение ритма приливно-отливных миграций и они остаются в отлив на поверхности макрофитов, где у них больше шансов быть съеденными птицами — окончательным хозяином паразитирующих в них трематод (Сергиевский и др., 1984).

Таким образом, приведенные выше данные отражают существенное влияние, оказываемое паразитами на систему соленостных адаптаций морских моллюсков. Трематоды, для которых моллюски служат одним из основных промежуточных хозяев, резко снижают их устойчивость к опреснению среды и некоторым другим абиотическим факторам, нарушая деятельность механизмов, обеспечивающих герметизацию мантийной полости при экстремально низкой солености. Вместе с тем они практически не влияют на способность хозяина к адаптивным фенотипическим преобразованиям осмотической толерантности. Различный характер воздействия, оказываемого паразитами на толерантность и устойчивость хозяина к изменениям солености, служит дополнительным доказательством того, что адаптация моллюсков к умеренным (зона толерантности и экстремальным (зона резистентности) соленостям имеют в своей основе принципиально различные механизмы.

Глава 8

РОЛЬ АДАПТИВНЫХ СИСТЕМ В ЭВОЛЮЦИИ МАЛАКОФАУНЫ ВОДОЕМОВ РАЗЛИЧНОЙ СОЛЕНОСТИ

Многие морские моллюски весьма эвригалинны. Относительная независимость жизненных процессов этих животных от изменений солености среды обитания обеспечивается деятельностью комплекса механизмов, выполняющих различную нагрузку в зависимости от величины и скорости изменения солености в конкретной экологической ситуации, а также в зависимости от особенностей того или иного вида, степени онтогенетической сформированности всего комплекса адаптивных механизмов и функционального состояния организма. Многокомпонентность системы соленостных адаптаций наиболее наглядно проявляется в асинхронности адаптивных реакций на отдельных уровнях организации, а также в разной степени развития некоторых элементов этой системы у отдельных видов. В целом комплекс механизмов адаптации можно представить как несколько линий „обороны" от внешнего воздействия, полный „прорыв" которых возможен только в случае наиболее значительных по величине и продолжительности изменений солености внешней среды.

Одной из первых отражает воздействие изменений солености система этологических реакций, проявляющаяся в довольно сложных поведенческих актах. К ним можно отнести такие формы поведения,как закапывание моллюсков в грунт, где соленость оказывается относительно более стабильной (Pearse, Gunter, 1957; McLusky, 1971), а также различные виды миграций и выбора оптимальных соленостных условий (Бергер, Ковалева, 1976; Хлебович, Львова, 1976, и др.). Седентарные формы, а также некоторые ранние стадии онтогенетического развития имеют в этом отношении ограниченные возможности по сравнению со взрослыми эрантными моллюсками (Хлебович, Бергер, 1975). Благодаря этим адаптивным поведенческим реакциям достигается оптимизация и относительная стабилизация условий существования. Этой же цели служит отчасти и такая своеобразная форма поведения, как изоляция организма от внешней среды. Свойственный раковинным моллюскам этот рефлекторный поведенческий акт может рассматриваться как одно из наиболее совершенных приспособлений, обеспечивающих пойкилоосмотическим морским животным, к каким принадлежат моллюски, способность к факультативной псевдоосморегуляции. Ее эффективность, варьирующая у разных видов, достигает максимального уровня у литоральных и супралиторальных моллюсков, обеспечивая им возможность длительного, хотя и ограниченного по времени, переживания в условиях экстремаль-

ных изменений солености. Следует отметить при этом, что эффективность изолирующей реакции и связанная с ней устойчивость моллюсков к ряду экстремальных внешних воздействий, в частности к пресной воде и к обсыханию, значительно изменяются в ходе онтогенеза, достигая максимального уровня только спустя некоторое время после рождения молоди (Бергер, Луканин, 1979). Эта способность онтогенетического формирования системы приспособлений, определяющих уровень устойчивости организма, является, по-видимому, одной из основных причин, детерминирующих характер вертикального распределения моллюсков и его изменения, наблюдающиеся в ходе индивидуального развития.

Вместе с рядом других адаптивных механизмов, таких как нейтрализация кислых продуктов обмена и стабилизация pH внутренней среды (Алякринская, 1972, 1979), увеличение и сохранение запасов экстрависцеральной жидкости, выполняющей роль как осмотического, так и температурного буфера (Segal, Dehnel, 1962; Coleman, 1973), способность к факультативной псевдоосморегуляции обеспечивает общую повышенную устойчивость литоральных и супралиторальных моллюсков к экстремальной солености, обсыханию и некоторым абиотическим факторам. Развитие комплекса этих приспособлений происходит по-разному даже у близкородственных видов в зависимости от их морфо-функциональных особенностей (Голиков, Смирнова, 1974).

Среди 8 изученных нами видов литторин наиболее устойчивыми к обсыханию и к опреснению среды были виды *Littorina mandshurica* и *L. brevicula* (табл. 31–33), обладающие при этом меньшими адаптивными потенциями в пределах диапазона умеренных изменений солености (зона толерантности). Такие формы оказываются лучше приспособленными к переживанию в различных стрессовых ситуациях, столь обычных для приливно-отливной зоны моря, но не могут существовать в водоемах с постоянно пониженным содержанием солей. Наоборот, виды из солоноватых водоемов имеют, как правило, сравнительно низкую устойчивость к различным экстремальным воздействиям. Примером может служить один из наиболее эвригалинных моллюсков *Mytilus edulis*, проникающий в Балтике до участков с соленостью 3–4 ‰ (Беляев, 1957; Theede, Lassig, 1967; Ярвекюльг, 1979), но обладающий относительно невысокой устойчивостью организма к пресной воде.

Отсутствие связи между устойчивостью моллюсков к экстремальной солености и их толерантностью к умеренным изменениям этого фактора было обнаружено и у различных моллюсков из эстуариев рек Японского моря, где часть из них обитает в грунте при относительно стабильной солености, тогда как другие виды, живущие на грунте, подвергаются действию значительных колебаний этого фактора (Ярославцева, 1976; Ярославцева, Федосеева, 1978). Отсутствие корреляции между осмотической резистентностью и толерантностью организма обусловлено принципиальными различиями и несвязанностью их механизмов (Бергер, 1971а, 1978а, 1979а, 1979б; Ярославцева, Жирмунский, 1978). Переживание моллюсков в изолированном от среды состоянии при экстремальной солености возможно благодаря отмеченным выше адаптациям, среди которых несомненно важную роль играют и клеточные механизмы и прежде

Таблица 31

Изменения количества моллюсков активных в воде различной солености (Бергер, Ковалева, 1974; Бергер, 1976а, 1978б)

Вид	Место сбора; соленость, ‰	Количество активных моллюсков, % ($M \pm m$)						
		10 ‰	12 ‰	15 ‰	17 ‰	20 ‰	25 ‰	32 ‰
Littorina kurila	Японское море; 32–33	0	30±5	66±4	–	95±3	100	100
L. squalida	То же	0	16±3	25±2	36±3	87±4	100	100
L. brevicula		0	4±1	11±3	36±4	64±4	100	100
L. mandshurica		0	6±2	15±3	34	70±3	100	100
L. sitchana	Охотское море; 32	4±1	25±4	50±4	70±4	100	100	100
L. littorea	Белое море; 25–26	0	17±3	88±3	97±4	100	100	100
L. obtusata	То же	16±1	32±2	98±5	100	100	100	100
L. saxatilis		42±3	64±4	100	100	100	100	100

Таблица 32

Интенсивность дыхания моллюсков в воде различной солености (Бергер, Ковалева, 1974; Бергер, 1976а, 1978б)

Вид	Место сбора; соленость, ‰	Скорость потребления кислорода, % контроля ($M \pm m$)				
		10 ‰	15 ‰	20 ‰	25 ‰	32 ‰
Littorina kurila	Японское море; 32–33	24±3	37±4	76±4	95±5	100
L. squalida	То же	18±3	30±3	65±3	82±4	100
L. brevicula	„ „	10±4	21±4	62±3	80±5	100
L. mandshurica		17±3	26±5	63±5	80±5	100
L. sitchana	Охотское море; 32	25±5	47±4	75±5	86±5	100
L. littorea	Белое море; 25–26	–	32±4	–	100	63±3
L. obtusata	То же	8±5	40±3	90±4	100	68±5
L. saxatilis	„ „	35±4	60±5	94±4	100	51±4

Таблица 33

Устойчивость моллюсков к опреснению и обсыханию (Голиков, Скарлато, 1967; Бергер, Ковалева, 1974; Голиков, Смирнова, 1974; Бергер, 1976а)

Вид	Продолжительность переживания, сут		Вид	Продолжительность переживания, сут	
	в пресной воде	на воздухе		в пресной воде	на воздухе
Littorina kurila	16	29	*Littorina sitchana*	9	24
L. squalida	12	14	*L. littorea*	18	20
L. brevicula	20	48	*L. obtusata*	11	10
L. mandshurica	48	60	*L. saxatilis*	15	22

всего те из них, которые обеспечивают устойчивость клеток к гипоксии и факультативному анаэробиозу. На их фоне специфические механизмы приспособления клеток к солености имеют подчиненное положение, хотя бы по той причине, что осмотическая концентрация внутренней среды организма при достаточно эффективной герметизации мантийной полости претерпевает весьма небольшие изменения. Только у моллюсков с недостаточно развитой или вовсе отсутствующей способностью к факультативной псевдоосморегуляции (например, у Nudibranchia и Pteropoda) устойчивость организма к экстремальным изменениям солености может зависеть от соответствующей клеточной устойчивости. Иную роль играют клеточные механизмы адаптации к изменениям солености в пределах диапазона толерантности моллюсков.

В этом случае устойчивость клеток к изменениям солености является тем фундаментом, на котором держится адаптационная пластичность различных физиологических отправлений организма, выражающаяся прежде всего в довольно быстрой нормализации функциональной активности. Механизмы адаптации клеток весьма сложны и разнообразны. В связи с этим едва ли правомочны любые попытки свести их деятельность к одному общему знаменателю. Очень часто таким универсальным механизмом клеточной адаптации считается внутриклеточная изоосмотическая регуляция. Участие низкомолекулярных азотсодержащих соединений (аминокислот, таурина, бетаина, триметиламиноксида и др.) в регуляции клеточной осмолярности несомненно. Однако эти компоненты – не монопольные осмотические эффекторы. Более того, они играют второстепенную роль в стабилизации объема клетки. Основные участники этого процесса – неорганические ионы, главным образом ионы натрия и, вероятно, хлора. Регуляция электролитного состава, обеспечивающая осмотическое выравнивание клетки с внутренней и внешней средой и демпфирующая таким образом перемещение воды и соответствующие изменения объема, характерна, по-видимому, не только для эвригалинных морских моллюсков (Наточин и др., 1979а, 1979б; Наточин, Бергер и др., 1979), но и для других беспозвоночных (Freel et al., 1973; Кузьмина, 1982). Это дает основание рассматривать стабилизацию объема клетки путем изменений ее электролитного состава как одну из наиболее

важных закономерностей стратегии адаптации пойкилоосмотических организмов к солености среды. Аминокислотная осморегуляция клеток является, по-видимому, лишь дополнительным приспособлением, обеспечивающим эвригалинным организмам большие адаптивные возможности. Относительно меньшая по сравнению с ионной компонентой доля участия аминокислот и других азотсодержащих соединений в стабилизации объема клеток объясняется, возможно, тем обстоятельством, что их содержание не может варьировать в столь значительных пределах, как это было бы необходимо, будь они единственными или основными осмотическими эффекторами в клетках эвригалинных пойкилоосмотиков, способных переносить подобно, например, *Mytilus edulis* 15–20-кратное изменение солености. По-видимому, в эволюции не могло закрепиться столь значительное расходование аминокислот, дефицит которых может неблагоприятно отразиться на протекании процессов пластического обмена, деятельности различных ферментов и т. д.

Одной из основных задач в решении проблемы „функциональной эволюции" является выяснение вопроса о том, „...в чем заключается эволюционный процесс и как он сложился, почему именно так протекал эволюционный процесс на основе тех функциональных превращений, которые возникли в живых организмах" (Орбели, 1961, с. 161). В связи с интересующей нас проблемой эволюционного становления и развития процессов адаптации моллюсков к солености среды эта задача может быть сформулирована, в частности, как необходимость осмыслить причины и факторы, определившие характерный ионный состав клеток и возможности его адаптивных изменений.

В клетках различных простейших и многоклеточных организмов в большинстве случаев доминирующим катионом является калий, а во внешней жидкости – натрий (табл. 34). Обычно в клетках содержится мало хлора, а основными анионами служат фосфаты. Во внеклеточной жидкости имеют место обратные отношения (Гинецинский, 1963; Наточин, 1976; Prosser, 1977, и др.). Эта особенность электролитного состава клеток и внеклеточной жидкости, наиболее четко прослеживающаяся на примере позвоночных животных, является, по мнению А. Г. Гинецинского (1963), следствием того, что клетки прототипов животного мира приспособились к пропорции ионов, свойственной опресненной воде древних морей, в которых произошло возникновение жизни и формировались первые наиболее примитивные формы органической эволюции. В дальнейшем, как считал А. Г. Гинецинский, трехкратное увеличение солености Мирового океана и изменение его ионного состава привели к тому, что живые организмы должны были либо следовать за этими изменениями, либо создавать специальные органы, стабилизирующие условия существования клеток. По второму пути пошли животные, развившие способность к осморегуляции на организменном уровне, обладающие замкнутой системой кровообращения и сохранившие в крови соотношение ионов, которое было присуще среде обитания их предков. Эти взгляды являются дальнейшим развитием гипотезы (McCallum, 1910) об океаническом происхождении минерального состава внутренней среды позвоночных животных. В. В. Хлебович (1974) называет эту гипотезу

Таблица 34

Концентрация натрия и калия в клетках и внеклеточных жидкостях (Наточин, Бергер, 1979)

Объект исследования	Содержание натрия			Содержание калия			Источник
	внутренняя среда, мМ/л	ткань, мМ/кг влажной массы	клетка, мМ/кг клеточной воды	внутренняя среда, мМ/л	ткань, мМ/кг влажной массы	клетка, мМ/кг клеточной воды	
Мышца ставриды *Trachurus mediterraneus*	176	16	–	7.5	130	–	Наточин, 1966
Сгибатель клешни краба *Carcinus maenas*	390	107	–	13.3	100	–	Тот же
Аддуктор модиолуса *Modiolus modiolus*	463	182	–	14.9	71	–	Наточин и др., 1972
Аддуктор мидии *Mytilus edulis*							
Баренцево море	482	193	–	12.7	74	–	Тот же
Японское море	450*	128*	–	10.0	74	–	Скульский и др., 1972
Белое море	334*	–	110	6.0*	85	132	Наши данные[1]
Балтийское море	78*	42*	–	2.0*	34	–	Скульский и др., 1977
Аддуктор мидии *Mytilus galloprovincialis*							
Черное море	236	94	–	10.3	88	–	Наточин, 1966
Азовское море	170*	64	–	4.0*	60	–	Скульский и др., 1977

Примечание. Звездочкой отмечена концентрация ионов в среде обитания; 1 – по: Наточин, Бергер, 1979.

„море внутри нас". Будучи созвучна взглядам еще Клода Бернара (Bernard, 1878) о том, что постоянство внутренней среды есть основа свободной жизни, эта точка зрения вполне справедливо отражает преимущества гомеостатического регулирования параметров внутренней среды. Однако ее исходная предпосылка о более низкой солености воды в момент возникновения жизни и в период первых этапов ее эволюции не подтверждается результатами исследований химической эволюции Мирового океана. Согласно имеющимся данным (Виноградов, 1976; Whitfield, 1976; Богданов и др., 1978, и др.), солевой состав воды океана существенно не изменился на протяжении по крайней мере 1–3 млрд. лет. Следовательно, не только начальные этапы органической эволюции, но и те более развитые организмы, которые возникли в море, сформировались на фоне солености и ионного состава, близких к нынешним. Кроме того, рассмотренная выше точка зрения не объясняет причины, по которой клетки различных организмов, в том числе и позвоночных животных, обладают повышенным по сравнению с полостной жидкостью содержанием ионов калия. Казалось бы, для высших животных, регулирующих осмотическую и ионную концентрацию внутренней среды, в этом нет необходимости.

Для того чтобы попытаться объяснить эти спорные моменты, вернемся к рассмотрению данных об изменениях электролитного состава клеток морских беспозвоночных и прежде всего моллюсков. Эти животные, обнаруженные уже в ранних кембрийских отложениях (Пчелинцев, Коробцов, 1960; Moore, 1960), несомненно имеют морской генезис. Будучи лишены осморегуляторных систем, они представляют собой прекрасную модель для изучения клеточных адаптаций к солености. Кроме того, учитывая представления „...об исключительно консервативной природе эволюционного процесса, который сохраняет реликты древних организмов в биохимических системах ныне живущих потомков" (Крепс, 1972, с. 123), можно попытаться на основании имеющихся данных проанализировать эволюцию механизмов адаптации клеток к солености среды.

Для морских моллюсков, равно как и для других животных, характерно высокое содержание внутриклеточного калия, уровень которого может снижаться весьма незначительно как при акклимации к низкой солености, так и у моллюсков, существующих в солоноватых водоемах. Это подчеркивается как результатами исследований других авторов (Скульский, 1966, 1976; Burton, 1968, 1973, и др.), так и данными наших экспериментов (Бергер и др., 1978; Наточин, Бергер, 1979; Наточин и др., 1979а, 1979б; Наточин, Бергер и др., 1979). Вместе с тем содержание натрия в клетке, как это было показано выше, оказывается варьирующим в весьма значительных пределах. Отказавшись от гипотезы о том, что ионный состав клетки обусловлен особенностями возникновения жизни в слабосоленом океане, необходимо дать какое-то иное объяснение причины довольно узкого оптимума внутриклеточной концентрации калия при столь широкой вариабельности в клетках натрия не только у форм, обитающих в водоемах различной солености, но и у одного и того же вида при естественных колебаниях солености окружающей среды. В самой общей форме такое объяснение было дано в отношении калия Бартоном (Burton, 1968, 1973), который считает, что концентрация

калия является оптимальной для протекания различных внутриклеточных процессов. Это утверждение несомненно вполне справедливо, но нуждается в конкретизации. Ответ на вопрос о том, какие же внутриклеточные процессы зависят от концентрации калия, весьма труден из-за их многообразия. И. А. Скульский, подробно исследовавший этот вопрос (Скульский, 1966, 1976; Скульский и др., 1977), считает, что основные функции калия в клетках сводятся к следующим:

1. Участие в поддержании изоосмотичности клеток со средой;
2. Участие в генерации мембранного потенциала;
3. Активация калий-зависимых ферментов;
4. Нейтрализация отрицательных зарядов в клетке.

Три последние функции калия в клетках подтверждены огромным экспериментальным материалом, и их значимость не нуждается в дополнительном обсуждении. Что касается его участия в поддержании изоосмотичности клеток со средой, то, как это было показано на примере мышечных клеток мидии, изменение внутриклеточного содержания калия менее чем в 2 раза не может компенсировать переносимые клеткой гораздо более значительные сдвиги ее осмолярности.

Совершенно иначе обстоит дело в отношении внутриклеточного натрия, для которого эта функция несомненно является одной из основных. Доминирующая роль ионов натрия в изменении осмолярности и компенсации нарушений объема клетки не означает отрицания его участия в иных сторонах клеточного метаболизма. Наоборот, широкое варьирование содержания этого иона позволяет рассматривать его в качестве главного агента различных сторон жизнедеятельности клетки при изменении солености среды. Основанием для этого вывода служат многочисленные данные. Установлено, что под влиянием изменений концентрации ионов натрия преобразуются скорость синтеза белка и активность целого ряда ферментов (Luoin, 1967; Васильев, Маленков, 1968; Florkin, Schoffeniels, 1969; Patel, Kroeger, 1972, и др.). Имеются экспериментальные данные о том, что интенсивность активного транспорта аминокислот и сахаров в клетку зависит от градиентов концентрации натрия на наружной мембране и от активного транспорта этого иона (Eddy, 1968; Schaffer, Heinz, 1971; Никольский, Трошин, 1973).

Не менее важна роль натрия в реализации клеткой генетической информации. Современные представления о работе биосинтетической „машины" клетки позволяют выделить несколько механизмов, регулирующих ее деятельность на разных уровнях как в процессе транскрипции, так и на различных посттрансляционных этапах клеточного метаболизма. В нашу задачу не входит детальный анализ влияния ионов натрия на всех этих уровнях. Соответствующие сведения имеются в специальных обзорах (Кафиани, Маленков, 1976; Маленков, 1976, и др.). Эти данные позволяют считать, что роль ионов наряду с выполнением других функций заключается прежде всего в переключениях и регулировании синтетической машины клетки в ходе ее ответа на внешние воздействия. При этом изменения концентрации ионов, и в частности натрия, могут эффективно влиять на реализацию генетической информации на всех рассмотренных выше уровнях, что подтверждается данными о дифференциальной

чувствительности отдельных генетических локусов политенных хромосом к изменениям концентрации внутриклеточных ионов, в частности натрия (Kroeger, 1963, 1967, 1977; Lezzi, 1970). Возможно, что этими причинами объясняются отмеченные нами особенности изменения интенсивности синтеза РНК и белка в клетках различных тканей моллюсков при смене солености среды.

Изложенные представления о воздействии электролитного состава клетки на ее биосинтетическую активность и реализацию генетической информации позволяют также пересмотреть трактовку многочисленных фактов о зависимости между содержанием аминокислот в клетке и соленостью среды. Как уже отмечалось, свободные аминокислоты не являются ведущими осмотическими эффекторами в клетке. Изменения их концентрации – не причина осмотической регуляции клетки, а лишь ее следствие, вернее результат воздействия, оказываемого вариациями содержания натрия как основного осмотического эффектора на процессы биосинтеза. Одновременно с изменениями уровня внутриклеточных аминокислот меняется скорость синтеза РНК и белка, преобразуется активность ряда ферментов и появляются новые изозимные фракции. Следовательно, изменение содержания свободных аминокислот – не единственное и далеко не самое важное явление в общем комплексе клеточных реакций. Вызванные изменениями электролитного состава и прежде всего содержания ионов натрия как наиболее вариабельного компонента эти реакции обеспечивают нормализацию и адаптивные преобразования клеточного метаболизма. Кроме того, несомненно и их участие в процессах репарации. Клетки моллюсков, подвергающихся действию изменений солености, обладают, как было показано, способностью восстанавливать интенсивность клеточных функций. Такого рода „борьба" клетки с повреждающим агентом названа В. Я. Александровым (1965) „репаративной адаптацией". Несомненно, что наряду с изменениями биосинтетических процессов в репарации клеточного повреждения при смене солености существенную роль играют и конформационные перестройки, характерные для белковых молекул при различных внешних воздействиях (Насонов, Александров, 1940; Насонов, 1959; Кушнер, 1969, и др.). Наблюдавшееся в наших опытах (Бергер, Харазова, 1971; Харазова, Бергер, 1974) повышение сорбции нейтрального красного на первых фазах реакции клетки моллюсков на изменения солености объясняется, вероятно, освобождением дополнительных реагентоспособных групп белковых молекул, происходящим в результате изменений их конформации, вызванных сдвигами уровня гидратации и электролитного состава клетки. Последующее восстановление сорбционных свойств, по-видимому, обусловлено, как принято считать в подобных случаях (Насонов, 1959; Александров, 1965; Браун и др., 1966), ренативацией, т. е. возвращением к исходной или близкой к ней конформации белковых молекул.

Снижение интенсивности синтеза белка и РНК, наблюдающееся сразу после смены солености, совпадает по времени с максимальным увеличением сорбции нейтрального красного клетками моллюсков (Бергер, Харазова, 1971). В связи с этим можно предположить, что угнетение биосинтетической деятельности является следствием нарушения конформа-

ции, необходимой для нормального функционирования молекул ферментов (Koschland, 1964), занятых в процессах синтеза РНК и белка. Легкость обратимых конфигурационных переходов белков (Koschland, 1964; Кушнер, 1969) обусловливает восстановление исходной конформации молекул фермента при снятии действия повреждающего агента, в том числе и солености (Харазова, Ростова, 1976), следствием чего является повышение интенсивности синтетических процессов.

Труднее объяснить с этих позиций факты восстановления скорости синтеза РНК и белка при длительном действии солености, отличной от нормы. По-видимому, и в этом случае в основе стимуляции синтетических процессов лежит возвращение конфигурации полипептидной цепи в исходное состояние. Можно лишь предполагать (Харазова, 1974), что взаимоотношения конформационных перестроек и изменений синтетических процессов связаны следующим образом. Первым звеном в цепи реакций, обусловливающих стабильность клетки при кратковременном действии повреждающих агентов, могут быть конформационные переходы клеточных белков и их изменения, направленные на поддержание структурной жесткости молекул. Вслед за этим в действие вступают механизмы, затрагивающие глубокие уровни организации клетки и имеющие большие резервные возможности, – изменения синтеза РНК и белка, обеспечивающие переход клетки на новые изоферментные формы, а также замену поврежденных белков синтезированными de novo.

Соотношение конформационных преобразований и изменений синтетической активности может быть неодинаковым при действии на клетку различных агентов. В этом, вероятно, можно видеть одно из различий механизмов специфической и неспецифической устойчивости клеток (теплоустойчивости, спиртоустойчивости и т. д.), по-разному изменяющихся при смене солености. Процессы адаптации клеток к солености среды в гораздо большей степени зависят от способности клетки к нормальной биосинтетической деятельности, чем это имеет место при действии на клетку других агентов, например повышенной температуры.

Способность к сохранению нативной конформации макромолекул в пределах больших или меньших изменений концентрации солей (NaCl, KCl и др.) коррелирует с соленостными условиями обитания и особенностями электролитного состава клеток. У позвоночных животных, обладающих осморегуляцией и поддерживающих в клетках относительно невысокое содержание солей, инактивация ряда ферментов, а также нарушения конформации молекул ДНК происходят как при увеличении концентрации NaCl и KCl в инкубационной среде, начиная с 0.5–1.0 М, так и при ее снижении до 0.1–0.14 М (Warren, Cheatum, 1966; Warren et al., 1966). У некоторых галофильных микроорганизмов ферменты способны работать лишь при высокой концентрации солей, а в слабых растворах NaCl и KCl они инактивируются (Максимов, 1973) и подвергаются при этом конформационным изменениям, сходным с переходом в состояние беспорядочного клубка (Hsia et al., 1971). В то же время белки галофобных микроорганизмов сохраняют активность при относительно невысоких концентрациях солей (Конев и др., 1970).

Аналогично этому у эвригалинных пойкилоосмотических беспозвоночных допустимые изменения концентрации солей, при которых обеспечивается сохранность нативной конформации различных макромолекул, гораздо шире, чем у стеногалинных беспозвоночных или различных позвоночных животных, поддерживающих относительно стабильный электролитный состав клеток (Borowitzka, Brown, 1974; Clark, Zounes, 1977; Somero, Low, 1977; Somero et al., 1977). Следовательно, в эволюции получили преимущественное развитие те случаи, при которых поддержание нормального функционального состояния белков и нуклеиновых кислот достигалось благодаря стабилизации электролитного состава на клеточном и организменном уровнях, а не за счет отбора макромолекул, способных сохранить нативную конформацию в пределах значительных вариаций концентрации солей. Изменения концентрации последних по-разному воздействует на конформацию молекул глобулярных протеинов, фибриллярных белков (таких, как коллаген), модельных полипептидов и нуклеиновых кислот. В работе Хиппеля и Шлейха (Hippel, Schleich, 1969) было, например, показано, что некоторые катионы и анионы (CH_3, SO_4, CH_3COO) не нарушают конформацию макромолекул, тогда как другие ионы (Na, K, Cl и особенно Ca, Mg, J, ClO_4, SCN) оказываются неблагоприятными для сохранения их нативной конформации. Аналогично этому в исследованиях, выполненных на эвригалинных полихетах *Nereis succinea* (Clark, Zounes, 1977), было показано, что при одинаковой осмолярности низкомолекулярные азотсодержащие соединения (аминокислоты и др.) оказывают меньший ингибирующий эффект на активность лактатдегидрогеназы, чем NaCl и KCl. При этом, как предполагают авторы, в адаптации полихет наряду с осморегуляцией в диапазоне низких соленостей (меньше 300 мОсм, т. е. около 10–11 ‰, – *В. Б.*) существенную роль играет способность их клеток к образованию различных изозимов лактатдегидрогеназы, характеризующихся различными взаимоотношениями отдельных субъединиц в тетрамерном ферментном комплексе.

На основании этих фактов, а также изложенных выше данных (Наточин, Бергер, 1979; Наточин, Бергер и др., 1979) можно дать следующую трактовку вопроса о причинах и путях эволюции электролитного состава клеток. У пойкилоосмотических форм адаптация к изменению солености в пределах диапазона их осмотической толерантности достигается благодаря способности клеток к регуляции осмолярности и стабилизации объема за счет изменения электролитного состава: значительного варьирования внутриклеточного содержания натрия как основного осмотического эффектора клетки и стабилизации уровня внутриклеточного калия. При этом неблагоприятный эффект, оказываемый повышенным содержанием натрия (при концентрации более 300 мОсм) на конформацию различных макромолекул, компенсируется как частичным замещением этого иона азотсодержащими соединениями, концентрация которых растет с увеличением солености, так и путем выработки новых изозимов, конформация которых при этом претерпевает меньшие нарушения.

Очевидно, что подобные способы „защиты" белков и других макромолекул от действия высоких и сильно варьирующих концентраций

внутриклеточного натрия весьма несовершенны по сравнению со стабилизацией электролитного состава и возможностью поддержания какого-то оптимального уровня ионов. По этому пути эволюции пошли подлинные осморегуляторы, у которых клетки избавлены от необходимости стабилизации объема путем изменения внутриклеточного электролитного состава. Эту функцию выполняют за них специализированные надклеточные (организменные) системы осмо- и волюморегуляции. Однако стабилизация электролитного состава, обеспечивающая клеткам высших животных оптимизацию условий протекания различных метаболических процессов, как и всякая специализация, влечет за собой утрату тех адаптивных возможностей, которыми располагают клетки эвригалинных пойкилоосмотических организмов, сохраняющие способность приспосабливания к изменениям солености даже в изолированном от организма состоянии.

Автономность системы клеточных адаптаций к солености, характерную для различных морских беспозвоночных, в том числе и моллюсков, можно считать доказанной. Как следует из приведенных выше данных, клетки этих животных, будучи изолированы от организма, сохраняют способность к ругуляции объема, электролитного состава и к адаптивному повышению устойчивости при изменении солености среды. Сохраняется у них и способность к аминокислотной регуляции (Gilles, 1973). Повышение резистентности к низкой солености было также обнаружено нами (Луканин, Бергер, 1976) у акклимированных к разбавленной морской воде (14 ‰) задних частей тела турбелярий *Convoluta convoluta*, отрезанных от передних участков тела, содержащих „головной мозг".

Все эти данные, казалось бы, дают право исключить какое-либо влияние, оказываемое на процессы адаптации клеток нервной и (или) нейросекреторной системами. На самом деле дело обстоит, вероятно, несколько иначе. В экспериментах на морских моллюсках обнаружены существенные изменения в нейросекреторных клетках, связанные со сменой солености среды (Кулаковский, 1976). Эти данные, однако, не позволяют пока определенно говорить о специфичности ответа нейросекреторных элементов на изменения солености, хотя такая возможность и кажется весьма вероятной (Кулаковский, Львова, 1976). Исходя из самых общих представлений о роли нервной и нейросекреторной систем, можно, по-видимому, без больших погрешностей допустить, что эти системы осуществляют координацию адаптационных процессов, протекающих на различных уровнях, а также координацию отдельных элементов одного уровня (например, различных типов клеток), имеющих, как было показано, значительно различающиеся адаптивные потенции и различную скорость адаптивных преобразований при смене солености. Необходимость интегрирования деятельности отдельных элементов системы соленостных адаптаций организма является, по-видимому, одной из основных причин достаточно большой продолжительности акклимации моллюсков, тогда как их клетки в ряде случаев адаптируются гораздо быстрее (Хлебович, Бергер, 1975).

Утверждение об автономности клеточных адаптаций не означает, что клетки моллюсков приспосабливаются к изменениям солености

независимо от каких-то воздействий, оказываемых на них организмом. Как уже отмечалось ранее, при колебаниях солености, превышающих по своей амплитуде пороговые концентрации изолирующего рефлекса, не все элементы адаптационной системы моллюсков несут одинаковую нагрузку. В пределах зоны 100%-ной активности в адаптационный процесс вовлекаются в первую очередь клеточные и молекулярные механизмы, имеющие огромные резервные возможности и компенсирующие внешнее воздействие. Их деятельность создает фундамент для адаптаций на уровне целого организма. При этом такая важная поведенческая реакция, какой является герметизация мантийной полости, не участвует в приспособлении моллюсков к солености.

Ситуация меняется, когда изменения солености, превышающие пороговые концентрации морской воды,вызывают герметизацию мантийной полости. При этом моллюски могут лишь частично приспособиться к изменениям солености: не полностью восстанавливается дыхание и метаболическая активность отдельных тканей. Кроме того, как было установлено, адаптация происходит гораздо медленнее. Торможение этого процесса, обусловленное демпфированием водно-солевого обмена с внешней средой, является, по-видимому, необходимым условием адаптации моллюсков в пределах подпороговой осмотической концентрации морской воды. Животные не погибают в этом соленостном диапазоне, а их адаптивные возможности реализуются постепенно, в течение длительного периода. При этом ткани и клетки не сразу испытывают резкое стрессовое воздействие, а благодаря факультативной псевдоосморегуляции подвергаются постепенным изменениям гидратации и более медленным преобразованиям электролитного состава. В противном случае слишком быстрое и значительное изменение солености может вызвать летальный эффект. По-видимому, в зоне переходных концентраций морской воды основная функция изолирующего рефлекса заключается в том, чтобы привести скорость и величину внешнего воздействия в соответствие с адаптивными возможностями организма. Изолирующий рефлекс выступает как дополнительное приспособление, обеспечивающее функционирование клеточных и молекулярных механизмов соленостной адаптации. Следует также напомнить, что между соленостью, вызывающей герметизацию мантийной полости, и пороговой концентрацией морской воды, повреждающей клетки, существует разрыв, равный 2–4 ‰, что создает известный запас прочности всей адаптационной системы моллюсков.

Синхронизация внешнего воздействия и скорости акклимации является, вероятно, одним из важнейших условий успешной работы адаптационных механизмов. Как было показано ранее (Wells, Ledingham, 1940), изолированные мышечные препараты различных полихет при изменении солености среды теряли активность и восстанавливали ее через некоторое время, если среда была опреснена не слишком сильно. Однако такого эффекта не наблюдалось, если соленость морской воды менялась не скачкообразно, а постепенно, с той же скоростью, с которой падала осмотическая концентрация полостной жидкости интактных животных. Стенки тела полихет, препятствовавшие слишком быстрому падению

осмотической концентрации внутренней среды, выполняли, очевидно, ту же рolь „синхронизатора", которую можно приписать временной изоляции от внешней среды всего организма моллюсков.

Таким образом, весь диапазон осмотической толерантности моллюсков можно, основываясь на высказанных соображениях, разбить на зону полной и зону частичной (или замедленной) адаптации. Такое выделение помогает лучше представить принципиальные различия механизмов адаптации моллюсков в пределах тех изменений солености, с которыми они сталкиваются в естественной обстановке.

Различия механизмов осмотической резистентности и толерантности накладывают отпечаток на процессы филогенетического развития моллюсков. В этом отношении один из наглядных примеров дает изучение моллюсков рода *Littorina*.

Г. У. Линдбергом (1948а, 1965, 1970, 1974 и др.) был разработан биогеографический метод познания событий недавнего в геологическом масштабе времени прошлого, положенный в основу его ученья о крупных геогидрократических колебаниях уровня Мирового океана в плиоцене и плейстоцене (Линдберг, 1948б, 1955, 1972 и др.). Очевидно, что эти колебания уровня Мирового океана оказывали существенное влияние на эволюцию и расселение морской фауны. В периоды регрессий, приводящих к образованию океанических впадин, площади, занимаемые морскими мелководьями, резко сокращались, а на прилежащих материках, по-видимому, устанавливался сравнительно сухой континентальный климат. В эти периоды в море должны были господствовать относительно стабильные гидрологические условия. Можно думать, что формирование стенобионтных видов, как обитающих на шельфе, так и особенно глубоководных, происходило в периоды регрессий (Голиков, 1976).

В противоположность этому, при трансгрессиях, сопутствовавших, по-видимому, значительным тектоническим поднятиям морского дна, мелководья занимали огромные пространства и образовывали многочисленные бухты, заливы и водоемы лагунного типа, в которых преобладали условия, изменчивые в отношении температуры, солености и других гидрологических факторов. Такие условия должны были способствовать формированию сравнительно мелководных эврибионтных видов.

Интенсификация процесса видообразования, связанная с резкими изменениями условий существования при смене фаз регрессии и трансгрессии, была доказана на примере различных групп животных многими авторами и, в частности, Г. У. Линдбергом, писавшим следующее: „...на этой территории, которая неоднократно заливалась водами и неоднократно осушалась, шло формообразование органического мира. Учитывая при этом, что смена фаз регрессии фазами трансгрессии происходила в катастрофически быстрый отрезок геологического времени, можно представить себе, какому жесткому воздействию среды подвергался органический мир, населявший эту территорию. Организмы, как я это в свое время сформулировал, находились буквально между молотом и наковальней. Следствием этого было исключительно бурное формообразование..." (Линдберг, 1976, с. 22).

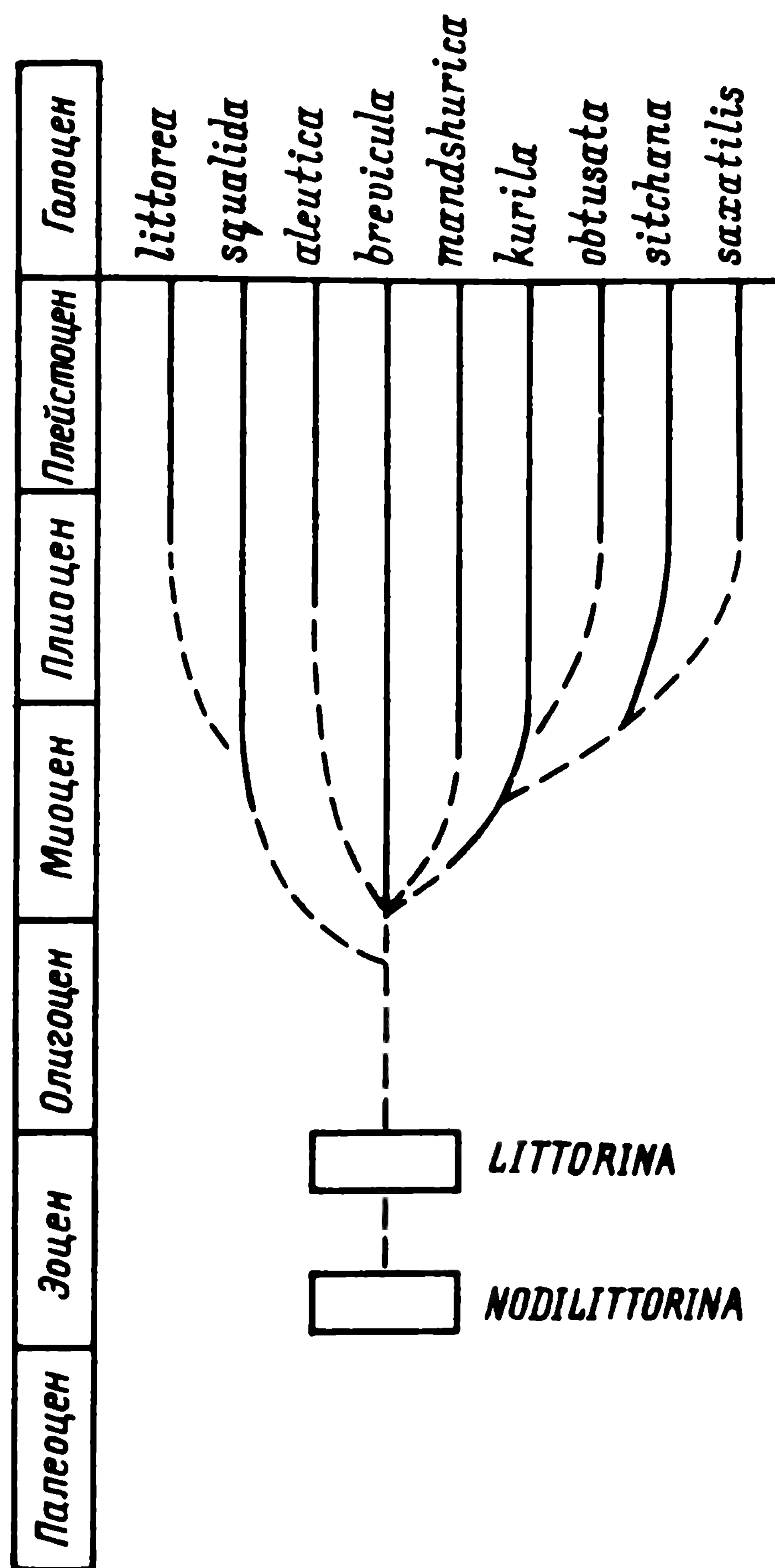


Рис. 95. Гипотетическая схема эволюции моллюсков рода *Littorina* (Голиков, Цветкова, 1972).

Использовав биогеографический метод познания событий недавнего в геологическом масштабе времени прошлого, предложенный Г. У. Линдбергом, а также результаты сравнительного конхиологического анализа и палеонтологические (в частности, палеоклиматические) данные, А. Н. Голиков и Н. Л. Цветкова (1972) реконструировали картину эволюции моллюсков рода *Littorina* (рис. 95). Согласно представлениям этих авторов, наиболее древний вид (*L. brevicula*) принадлежит по своему отношению к температуре и по происхождению к субтропическим формам. Возникнув в начале миоцена в сравнительно холодных прибрежных районах Азии, *L. brevicula* во второй половине миоцена дал начало другому тихоокеанскому виду – *L. mandshurica*. Немного раньше возникли три других широко распространенных вида: *L. kurila*, *L. squalida* и *L. sitchana*. В конце миоцена при похолодании эти виды проникли вдоль северного побережья Америки на север Атлантики. Во второй половине плиоцена, когда в Северной Атлантике установились бореальные условия, из потомков тихоокеанских видов образовались бореальные атлантические виды: *L. obtusata* (из потомков *L. kurila*), *L. saxatilis* (из потомков *L. sitchana*) и *L. littorea*(из потомков *L. squalida*).

Как показывают приведенные выше результаты сравнения, среди исследованных видов тихоокеанских литторин наибольшей толерантностью к низкой солености обладают *L. kurila*, *L. sitchana* и *L. squalida* (Бергер, Ковалева, 1974; Бергер, 1978б, 1978в), потомки которых смогли проникнуть в опресненные участки Атлантического бассейна. По-видимому, эвригалинность, обеспечивающая существование моллюсков в водоемах с постоянно пониженным содержанием солей (например, Белое и Балтийское моря), сформировалась на основе высокой осмотической толерантности их тихоокеанских предковых форм. Вместе с тем высокая

устойчивость к экстремальному опреснению среды, характерная для моллюсков с совершенной герметизацией мантийной полости, является, очевидно, важным, но недостаточным приспособлением для существования в солоноватых водоемах. Их высокая резистентность обеспечивает переживание при относительно непродолжительных стрессовых ситуациях, характерных для литорали, эстуариев и других мест обитания с колеблющимися соленостными условиями. Морфо-функциональные особенности *L. brevicula*, обусловливающие повышенную устойчивость к абиотическим факторам среды, соответствуют специфике литоральных биотопов и послужили основой для формирования ряда видов, обитающих в приливно-отливной зоне полносоленых морей Тихого океана. Проникновение литторин в опресненные участки Атлантического бассейна было связано, вероятно, с тем, что отдельные виды (*L. kurila, L. sitchana* и *L. squalida*) и (или) их предки приобрели наряду с достаточно высокой резистентностью еще и те дополнительные преимущества, которые предоставляет высокая осмотическая толерантность организма, имеющая в своей основе клеточные адаптивные механизмы. Без этого существование пойкилоосмотических форм в условиях постоянно низкой солености, по-видимому, невозможно.

В связи с этим можно также предполагать, что формирование двух выделяемых систем приспособления к меняющейся солености происходит у литоральных моллюсков в различных экологических ситуациях. Возникновение и совершенствование адаптивных механизмов, определяющих осмотическую резистентность этих животных, связано, по-видимому, с относительно кратковременными изменениями солености, имеющими, например, приливно-отливную периодичность. Более длительные, например, сезонные изменения солености внешней среды являются, вероятно, тем фоном, на котором происходит формирование систем адаптации, детерминирующих осмотическую толерантность моллюсков.

Дифференциация комплексов приспособления моллюсков, определяющих уровень их осмотической резистентности и толерантности, может осуществляться на начальных этапах процесса адаптивной радиации, приводя к возникновению значительных морфо-функциональных отличий и соответствующих различий адаптивных потенций у близких видов, относящихся к одному роду моллюсков (Бергер, Ковалева, 1974), и (или) на внутривидовом уровне (Бергер, Сергиевский, 1986).

Формирование малакофауны в биотопах с различным режимом солености, зависящее от особенностей механизмов осмотической резистентности и толерантности и тех возможностей, которые дает преимущественное развитие одного из этих типов адаптации моллюсков к солености, определяется также и целым рядом других причин. Среди них можно, в частности, выделить такие факторы, как ограничения, связанные с относительно низкими адаптационными возможностями эмбрионов и личинок моллюсков, а также влияние, оказываемое паразитами на систему соленостных адаптаций хозяина. Очевидно также, что характер фаунистических комплексов и динамика соответствующих экосистем определяются не только особенностями соленостных или каких-то иных адаптаций моллюсков, формирующих их отношение к абиотическим факторам,

но и зависят от взаимоотношения с другими организмами, т. е. от их биотических связей. Снижение конкуренции и освобождение экологических ниш в солоноватых водоемах или местах обитания с неустойчивым режимом солености, вызванное исчезновением менее эвригалинных видов, способствуют прогрессу более эвригалинных форм. Так, например, мидия *Mytilus edulis*, обитающая при нормальной солености преимущественно на литорали, в условиях Восточной Балтики характеризуется значительной эврибатностью (Remane, Schlieper, 1958). То же наблюдается и в отношении *Littorina saxatilis*, опускающегося в эстуариях рек Белого моря в нижние горизонты литорали и верхнюю сублитораль – биотопы, занятые при обычной солености близкими конкурентными видами *L. littorea* и *L. obtusata* (Бергер, Ковалева, 1976).

Начальные этапы дифференциации двух выделяемых систем приспособления к меняющейся солености имеют место у моллюсков, обитающих в верхней сублиторали и в нижнем горизонте литорали. При этом формирование механизмов осмотической резистентности и толерантности происходит в соответствующих экологических ситуациях: при кратковременных, имеющих приливно-отливную периодичность, и более длительных (сезонных) изменениях солености. Расширение ареала и занятие новых экологических ниш оказываются возможными по мере дальнейшего развития обеих систем адаптаций и приводят к все большему их расхождению и обособлению в процессе адаптивной радиации.

При совершенствовании изолирующих механизмов эффективность герметизации мантийной полости достигает „критического" уровня, превысив который моллюски приобретают способность переживать в условиях экстремального опреснения среды обитания более нескольких часов, что вполне достаточно для их существования при отливе даже в верхних горизонтах литорали. Эволюционные изменения системы адаптаций, детерминирующих уровень осмотической резистентности организма, находят свое отражение в онтогенезе моллюсков. По мере индивидуального развития уровень осмотической устойчивости увеличивается, что сопровождается и соответствующими изменениями вертикального положения моллюсков, перемещающихся с возрастом в более высокие горизонты приливно-отливной зоны моря.

Комплекс приспособлений, детерминированных механизмами осмотической толерантности, и формирующихся, по-видимому, на фоне длительных (сезонных) изменений солености, обеспечивает возможность вселения моллюсков в солоноватые водоемы. Полная реализация адаптивных потенций, обеспечиваемых развитием этой системы соленостных адаптаций, наблюдается при проникновении эвригалинных моллюсков в водоемы с плавным градиентом концентрации солей, например, в Балтийское море. Для пойкилоосмотических животных, к каким принадлежат и морские моллюски, пределом распространения является, по-видимому, „критическая" соленость порядка 5–8 ‰, служащая одновременно и пределом адаптивных преобразований осмотической толерантности. Перейти эту границу могут, по-видимому, только те виды, которые приобретают способность к осмотической регуляции на организменном уровне организации (Беляев, 1957; Hegemann, 1964; Хлебович, 1974).

Ограниченные возможности приспособления к изменениям солености в пределах диапазона осмотической толерантности, обнаруживаемые на ранних этапах индивидуального развития (у эмбрионов, личинок и молоди), являются, по-видимому, существенными препятствиями к вселению эвригалинных моллюсков в солоноватые водоемы. Одним из основных путей преодоления возможных трудностей являются различные способы „заботы о потомстве" (внутреннее оплодотворение, живорождение, нерестовые миграции в места обитания с более высокой соленостью и т. д.). Кроме того, пойкилоосмотические животные, обладающие достаточной осмотической толерантностью только во взрослом состоянии, могут существовать в сильно опресненных участках солоноватых водоемов за счет привноса личинок из более осолоненных районов, в которых происходит размножение и развитие этих видов (Binyon, 1961).

Особенности систем приспособления к изменениям солености, играющих различную роль в пространственном распределении моллюсков, формировании малакофауны водоемов с различным соленостным режимом и динамике соответствующих экосистем, необходимо учитывать и при культивировании моллюсков, а также при подборе форм для акклиматизации. Такой подход позволит избавиться от многочисленных недостатков, характерных для пока еще наиболее принятого, как отмечает А. В. Жирмунский (1971б), „метода проб и ошибок". В связи с этим можно рекомендовать для культивирования и акклиматизации в водоемах с колеблющимся режимом солености виды моллюсков, обладающие развитой системой адаптаций к экстремальным изменениям этого фактора, т. е. виды, отличающиеся большей осмотической резистентностью на организменном уровне организации. В противоположность этому в водоемах с постоянно пониженной соленостью целесообразно использовать виды с большей осмотической толерантностью, отличающиеся более совершенной системой клеточных адаптаций.

ЛИТЕРАТУРА

Аладин Н. В. Морфо-физиологические адаптации морских ветвистоусых ракообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 23 с.

Александров В. Я. Проблема авторегуляции в цитологии. Реактивное повышение устойчивости клеток к действию повреждающих агентов (адаптация). – Цитология, 1965, т. 7, № 4, с. 447–466.

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л., 1975. 330 с.

Александров В. Я., Полянский Ю. И., Румянцев П. П. Регуляторные процессы в клетках. – В кн.: Руководство по цитологии. М.; Л., 1966, т. 2, с. 590–622.

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.; Л., 1983. 279 с.

Алтухов Ю. П., Лифшиц Г. М. Факторы дифференциации и интеграции генофонда изолированной популяции моллюска Chondrus bidens (Kryn.). – ДАН СССР, 1978, т. 238, № 4, с. 955–958.

Алякринская И. О. Морфо-физиологические адаптации к живорождению Viviparus viviparus (Gastropoda, Prosobranchia). – Зоол. журн., 1969, т. 48, № 11, с. 1608–1613.

Алякринская И. О. Биохимические адаптации водных моллюсков к обитанию в воздушной среде. – Зоол. журн., 1972, т. 51, № 11, с. 1630–1636.

Алякринская И. О. Гемоглобины и гемоцианины беспозвоночных. М., 1979. 154 с.

Андреева Е. Н. Влияние дибазола, а также некоторых стимуляторов белкового синтеза на теплоустойчивость портняжной мышцы лягушки. – В кн.: Синтез белка и резистентность клеток. Л., 1971, с. 36–46.

Андроников В. Б. Теплоустойчивость половых клеток и эмбрионов пойкилотермных животных. – В кн.: Теплоустойчивость клеток животных. М.; Л., 1965, с. 125–139.

Ашмарин И. П., Ключарев Л. А. Ингибиторы синтеза белка. Л., 1975. 284 с.

Барбашова З. И. Акклиматизация к гипоксии и ее физиологические механизмы. М.; Л., 1960. 215 с.

Баркрофт Д. Основные черты архитектуры физиологических функций. М., 1937. 218 с.

Беляев Г. М. Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных в водоемах различной солености. – Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 92–139.

Беляев Г. М. Биология нереис в Северном Каспии. – В кн.: Акклиматизация нереис в Каспийском море. М., 1953, с. 243–284.

Беляев Г. М. Физиологические особенности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености. – Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8, с. 321–353.

Беляев Г. М. Донная фауна наибольших глубин (ультраабиссали) мирового океана. М., 1966. 247 с.

Беляев Г. М., Бирштейн Я. А. Осморегуляторные способности каспийских беспозвоночных. – Зоол. журн., 1940, т. 19, № 4, с. 418–423.

Беляев Г. М., Зеликман Э. А. Зараженность трематодами некоторых беспозвоночных Белого моря в зависимости от их осморегуляторных способностей. – ДАН СССР, 1950, т. 71, № 71, с. 813–815.

Беляев Г. М., Чугунова М. Н. Физиологические различия между баренцевоморскими и балтийскими мидиями. – ДАН СССР, 1952, т. 85, № 1, с. 233–236.

Бергер В. Я. Использование электрокондуктометрической методики для характеристики водно-солевого обмена некоторых беломорских беспозвоночных. – В кн.: Вопросы морской биологии. Киев, 1966, с. 11–12.

Бергер В. Я. Отношение беломорского моллюска Hydrobia ulvae и паразитирующих в нем личинок трематод к солености среды. – В кн.: Моллюски и их роль в экосистемах. Л., 1968, с. 44–45.

Бергер В. Я. Адаптации некоторых литоральных моллюсков к изменениям солености морской воды. – В кн.: Отчетная науч. сессия Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1968 г. Л., 1969а, с. 8–9.

Бергер В. Я. Сопоставление солевой резистентности беломорского моллюска Hydrobia ulvae и паразитирующих в нем личинок трематод. – Паразитология, 1969б, т. 3, № 2, с. 158–163.

Бергер В. Я. Общая потеря солей в дистиллированной воде и эвригалинность некоторых организмов Белого моря. – Гидробиол. журн., 1970, т. 6, № 3, с. 67–72.

Бергер В. Я. Исследование адаптаций некоторых литоральных беломорских моллюсков к изменениям солености среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971а. 24 с.

Бергер В. Я. Осмотическая регуляция в выводковой сумке Littorina saxatilis. – В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л., 1971б, с. 39–40.

Бергер В. Я. Адаптация к изменениям солености среды беломорского моллюска Hydrobia ulvae, обработанного ингибиторами синтеза РНК и белка. – В кн.: Отчетная науч. сессия Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1970 г. Л., 1971в, с. 3–4.

Бергер В. Я. Влияние солености среды на размножение и развитие литторин Белого и Баренцева морей. – В кн.: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на разных стадиях развития. Мурманск, 1974, с. 18–20.

Бергер В. Я. Взаимное влияние моллюсков и паразитирующих в них личинок трематод при изменении солености среды. – В кн.: Отчетная науч. сессия Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1974 г. Л., 1975а, с. 5–6.

Бергер В. Я. Изменения эвригалинности в онтогенезе и адаптации, связанные с размножением беломорского моллюска Littorina saxatilis. – Биология моря, 1975б, № 1, с. 43–50.

Бергер В. Я. О приспособлениях к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков. – В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976а, с. 69–111.

Бергер В. Я. Сезонные изменения чувствительности беломорского моллюска Littorina obtusata к солености среды обитания. – В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976б, с. 155–159.

Бергер В. Я. Сравнение реакций баренцевоморских и беломорских литторин на изменение солености среды и обсуждение вопроса о критериях физиологических рас. – В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976в, с. 112–123.

Бергер В. Я. Клеточные и молекулярные аспекты соленостных адаптаций эвригалинных пойкилоосмотических беспозвоночных. – В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1976г, с. 19–22.

Бергер В. Я. Действие некоторых физиологически активных веществ на адаптивные реакции клеток мерцательного эпителия жабр мидий при изменении солености среды. – Цитология, 1976д, т. 18, № 8, с. 981–984.

Бергер В. Я. Функциональная организация системы соленостных адаптаций морских эвригалинных моллюсков. – В кн.: I Всесоюз. конф. по морской биологии. Владивосток, 1977а, с. 15–16.

Бергер В. Я. Влияние дибазола и витамина B_{12} на приспособление личинок сцифомедузы Aurelia aurita к пониженной солености среды. – Биология моря, 1977б, № 5, с. 48–54.

(Бергер В. Я.) Berger V. Ja. Comparison of the adaptation of molluscs to extreme and moderate changes in salinity. – Malacol. Rev., 1978a, vol. 11, p. 110–111.

Бергер В. Я. Изучение соленостных адаптаций моллюска Littorina sitchana в связи с представлениями об эволюции рода Littorina. – Зоол. журн., 1978б, т. 57, № 12, с. 1786–1789.

Бергер В. Я. Эвригалинность и эволюция моллюсков рода Littorina. – В кн.: Морфология, систематика и эволюция животных. Л., 1978в, с. 46–47.

Бергер В. Я. Морфофункциональные основы эвригалинности морских моллюсков. – Журн. общ. биологии, 1979а, т. 40, № 1, с. 93–103.

(Бергер В. Я.) Berger V. Ja. Euryhalinity of marine molluscs: Morphologocal and functional aspects. – In: XIV Pacific sciences congress. Khabarovsk, 1979б, p. 5–6.

Бергер В. Я. Эвригалинность морских моллюсков, морфо-функциональные и эволюционные аспекты: Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1980. 510 с.

Бергер В. Я., Ковалева Н. М. Исследование адаптаций литторин Японского моря к изменениям солености среды в связи с эволюцией рода Littorina. – Зоол. журн., 1974, т. 53, № 10, с. 1459–1465.

Бергер В. Я., Ковалева Н. М. Соленостные адаптации и характер распределения брюхоногого моллюска Littorina saxatilis в эстуариях Кандалакшского залива Белого моря. – В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1976, с. 23–26.

Бергер В. Я., Кондратенков А. П. Влияние зараженности Hydrobia ulvae личинками трематод на устойчивость ее к обсыханию и опреснению. – Паразитология, 1974, т. 8, № 6, с. 563–564.

Бергер В. Я., Кузьмин А. Н. Влияние пониженной солености на развитие некоторых беломорских моллюсков. – Зоол. журн., 1978, т. 57, № 11, с. 1632–1636.

Бергер В. Я., Лебский В. К. Изменение соленостной устойчивости в онтогенезе полихеты Eulalia viridis (L.). – ДАН СССР, 1969, т. 186, № 6, с. 1427–1428.

Бергер В. Я., Луканин В. В. Подавление актиномицином Д способности личинок Aurelia aurita (L.) к акклимации при изменении солености среды. – ДАН СССР, 1972, т. 202, № 1, с. 205–207.

Бергер В. Я., Луканин В. В. О механизме вертикального распределения беломорских моллюсков Mytilus edulis L. и Littorina saxatilis (Olivi). – В кн.: Промысловые двустворчатые моллюски – мидии и их роль в экосистемах. Л., 1979, с. 16–18.

Бергер В. Я., Луканин В. В., Лапшин В. В. Дыхание некоторых литоральных беломорских моллюсков в процессе акклимации к изменениям солености среды. – Экология, 1970а, т. 5, с. 69–72.

Бергер В. Я., Луканин В. В., Хлебович В. В. Действие актиномицина Д на способность личинок медузы Aurelia aurita и моллюска Epheria vincta к акклимации при изменении солености среды. – Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1970б, т. 6, с. 636–638.

Бергер В. Я., Пахомов А. Н., Мухленов А. Г. Исследование состава изозимов эстераз и лактатдегидрогеназы при адаптации моллюска Littorina littorea к изменениям солености среды. – Журн. общ. биологии, 1975, т. 36, № 4, с. 579–584.

Бергер В. Я., Сергиевский С. О. Различия адаптивных реакций на изменения солености среды у особей Littorina obtusata, отличающихся по окраске раковины. – Биология моря, 1986, № 1, с. 36–41.

Бергер В. Я., Харазова А. Д. Исследование субстанциональных изменений и синтеза белка в процессе адаптации некоторых беломорских моллюсков к пониженной солености среды. – Цитология, 1971, т. 13, № 10, с. 1299–1303.

Бергер В. Я., Харазова А. Д. Влияние пониженной солености на переход РНК из ядер в цитоплазму клеток ктенидиального эпителия моллюска Littorina littorea. – Цитология, 1977, т. 19, № 2, с. 233–235.

Бергер В. Я., Хлебович В. В. Об абсолютном и относительном критериях устойчивости к абиотическим факторам среды. – Журн. общ. биологии, 1977, т. 38, № 6, с. 836–840.

(Бергер В. Я., Хлебович В. В., Ковалева Н. М., Наточин Ю. В.) Berger V. Ja., Khlebovich V. V., Kovaleva N. M., Natochin Yu. V. The changes of ionic composition and cell volume during adaptation of molluscs (Littorina) to lowered salinity. – Comp. Biochem. Physiol., 1978, vol. 60A, N 3, p. 447–452.

Бергер В. Я., Чернышева Н. М. Сравнительные исследования реакций баренцевоморских и беломорских литторин на изменения солености среды. – Экология, 1975, т. 5, с. 49–53.

Бергер В. Я., Ярославцева Л. М., Ярославцев П. В. Устойчивость к опреснению и эффективность изолирующей реакции некоторых моллюсков Японского моря. – Биология моря, 1982, № 2, с. 24–28.

Бирштейн Я. А. Рост и распространение Cardium edule заливов Мертвого Култука и Кайдака в Каспийском море в связи с соленостью. – ДАН СССР, 1936, т. 4, № 4, с. 517–520.

Бирштейн Я. А. Некоторые проблемы происхождения и эволюции пресноводной фауны. – Успехи соврем. биологии, 1949, т. 27, № 1, с. 119–140.

Бобович М. А. Некоторые приспособления, обеспечивающие эвригалинность ракообразного Saduria entomon (L.). – Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1968, т. 3, с. 19–29.

Богдаиов Ю. А., Каплин П. А., Николаев С. Д. Происхождение и развитие океана. М., 1978. 158 с.

Браун А. Д. Взаимоотношение структуры и метаболизма при обратимом повреждении клетки. – В кн.: II Всесоюз. биохим. съезд. Ташкент, 1969, с. 219–220.

Браун А. Д., Иванов М. Ф. Витальная окраска поперечно-полосатой мышечной ткани в различных экспериментальных условиях. – Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1933, т. 12, № 1, с. 3–26.

Браун А. Д., Левин С. В., Розенталь Д. Л. Повреждение и возбуждение клеток. – В кн.: Руководство по цитологии. Л., 1966, т. 2, с. 138–198.

Бродский В. Я. Трофика клетки. М., 1966. 335 с.

Брумберг В. А., Певзнер Л. З. Нейрохимия изоферментов. Л., 1975. 124 с.

Васильева В. Ф., Гинецинский А. Г., Закс М. Г., Соколова М. М. Два типа приспособления пойкилоосмотических морских животных к гипотонической среде. – В кн.: Вопросы цитологии и общей физиологии. Л., 1960, с. 50–60.

Васильев Ю. М., Маленков А. Г. Клеточная поверхность и реакция клетки. М., 1968. 267 с.

Вепринцев Б. Н. О связи электрической активности нервной клетки с синтезом в ней РНК. – В кн.: Биофизика сложных систем и радиационных нарушений. М., 1977, с. 22–24.

Виноградов Г. А. Осмотическая регуляция некоторых ледниковых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения. – В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976, с. 167–209.

Галкин Ю. И. Брюхоногие моллюски трохиды дальневосточных и северных морей СССР. М.; Л., 1955. 131 с.

Гаузе Г. Ф. Экологическая приспособляемость. – Успехи соврем. биологии., 1941, т. 14, № 2, с. 227–242.

Гербильский Н. А. Теория биологического прогресса вида и ее использование в рыбном хозяйстве. – В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., 1965, с. 77–84.

Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М., 1970. 276 с.

Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.; Л., 1963. 427 с.

Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., 1968. 411 с.

Голиков А. Н. Брюхоногие моллюски рода Neptunea. Л., 1963. 217 с. (Фауна СССР; Н. С., № 85; Т. 5; Вып. 1).

Голиков А. Н. Значение биогеографического метода и учения о крупных геогидрократических колебаниях уровня мирового океана для познания закономерностей эволюции и расселения морской фауны. – В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., 1976, с. 24–36.

Голиков А. Н., Кусакин О. Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л., 1978. 256 с.

Голиков А. Н., Скарлато О. А. Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология. – В кн.: Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун. Л., 1967, с. 5–154.

Голиков А. Н., Смирнова Н. Ф. Устойчивость некоторых видов брюхоногих и двустворчатых моллюсков губы Чупа (Белое море) к экстремальным воздействиям в связи с проблемой эволюции резистентности. – В кн.: Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974, с. 307–319.

(**Голиков А. Н., Цветкова Н. Л.**) **Golikov A. N., Tzvetkova N. L.** The ecological principle of evolutionary reconstruction as illustrated by marine animals. – Mar. Biol., 1972, vol. 14, p. 1–9.

Граменицкий Е. М. Прижизненная окраска клеток и тканей. Л., 1963. 152 с.

Гродинз Ф. Теория регулирования и биологические системы. М., 1966. 254 с.

Гурина В. И. Исследование синтеза РНК и белка в эпителиальных тканях моллюсков при адаптации их к изменениям солености среды. – Цитология, 1975, т. 17, № 3, с. 298–303.

Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. – Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1930, т. 60, № 2, с. 17–107.

Дерюгин К. М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. – В кн.: Зап. Академии наук, 1915, т. 31. 910 с.

Дерюгин К. М. Фауна Белого моря и условия ее существования. – В кн.: Исследование морей СССР. Л., 1928, т. 7–8. 510 с.

Дрегольская И. Н. Отношение некоторых видов двустворчатых моллюсков к изменению температуры, солености и газового режима. – Тр. Карадаг. биол. станции, 1961, т. 17, с. 52–61.

Догель В. А. Общая паразитология. Л., 1962. 461 с.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., 1975. 559 с.

Дришель Г. Динамика регулирования вегетативных функций. – В кн.: Процессы регулирования в биологии. М., 1960, с. 125–157.

Ермакович А. П. Реакция парасимпатических нервных клеток предсердия лягушки на повреждение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 21 с.

Жирмунский А. В. Приспособление черноморских актиний к солености. – ДАН СССР, 1957, т. 116, № 3, с. 823–826.

Жирмунский А. В. Чувствительность черноморских мидий и их мерцательного эпителия к действию повышенной температуры. – ДАН СССР, 1960, т. 133, № 3, с. 863–865.

Жирмунский А. В. Реакция клеток мерцательного эпителия мидий и актиний на повышение солености. – Журн. общ. биологии, 1962, т. 23, № 2, с. 119–126.

Жирмунский А. В. Вопросы цитоэкологии. – В кн.: Руководство по цитоэкологии. М.; Л., 1966, т. 2, с. 623–637.

Жирмунский А. В. Сравнительные исследования теплоустойчивости клеток моллюсков Белого моря в связи с вертикальным распределением видов и историей формирования фауны. – Журн. общ. биологии., 1969, т. 30, № 6, с. 685–702.

Жирмунский А. В. Теплоустойчивость клеток и распределение донных животных в верхних зонах моря: Докл. ... докт. биол. наук. Л., 1971а. 70 с.

Жирмунский А. В. Исследование адаптаций морских животных как основы для их воспроизводства. – Науч. сообщ. Ин-та биол. моря, 1971б, № 2, с. 5–7.

Жирмунский А. В. Значение физиологической экологии морских животных для интенсивного развития рыбного хозяйства. – В кн.: Физиология и биохимия адаптаций морских животных. Владивосток, 1981, с. 17–20.

Жирмунский А. В., Виноградова Н. А. Теплоустойчивость клеток некоторых моллюсков Белого моря в связи с вертикальной зональностью и зоогеографическим происхождением. – В кн.: Моллюски. М.; Л., 1965, т. 2, с. 27–38.

Жирмунский А. В., Киселева М. И. Приспособление черноморских актиний к повышенной солености. – ДАН СССР, 1957, т. 116, № 3, с. 517–520.

Жюбикас И. Н. Эколого-фаунистическая характеристика биотопа морских ванн литорали и супралиторали Восточного Мурмана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 22 с.

Закс М. Г., Соколова М. М. О механизмах адаптации к опреснению среды у некоторых литоральных организмов. – Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1965, т. 1, № 6, с. 538–542.

Зенкевич Л. А. Классификация солоноватых водоемов на примере морей СССР. – Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1959, № 2, с. 3–11.

Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., 1963. 739 с.

Зернов С. А. Общая гидробиология. 2-е изд. М.; Л., 1949. 588 с.

Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений. М., 1974. 158 с.

Ивлева И. В. Теплоустойчивость мышечной ткани полихет средиземноморского бассейна. – Зоол. журн., 1962, т. 41, № 12, с. 1798–1810.

Ивлева И. В. Эколого-физиологические исследования. – В кн.: Проблемы морской биологии. Киев, 1971, с. 139–146.

Ивлева И. В., Попенкина М. Н. О температурной зависимости обмена у пойкилотермных животных. – В кн.: Биология моря. Киев, 1968, т. 15, с. 29–51.

Ильинская Н. Б., Ушаков Б. П. Особенности солевого парабиоза (местного возбуждения) ретракторов Phascolosoma margaritaceum. – ДАН СССР, 1952, т. 83, № 6, с. 961–964.

Исаакян Л. А. Метаболическая структура температурных адаптаций. Л., 1972. 134 с.

Калабухов Н. И. Физиологические особенности близких форм животных. Харьков, 1940. 289 с.

Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности близких форм животных. Харьков, 1950. 316 с.

Карандеева О. Г. Опыт применения острого эксперимента для изучения осморегуляции у водных животных. – В кн.: Экология беспозвоночных южных морей СССР. М., 1964, с. 148–157.

Карандеева О. Г. Процессы, обеспечивающие осморегуляцию у водных беспозвоночных. – В кн.: Физиология морских организмов. М., 1966, с. 176–232.

Карпевич А. Ф. Отношение некоторых видов сем. Cardiidae к солевому режиму Северного Каспия. – ДАН СССР, 1946, т. 54, № 1, с. 105–107.

Карпевич А. Ф. Приспособленность обмена дрейссен Северного Каспия к изменению солевого режима. – Зоол. журн., 1947, т. 26, № 4, с. 331–338.

Карпевич А. Ф. Отношение беспозвоночных Азовского моря к изменению солености. – Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 1955, т. 31, № 2, с. 3–34.

Карпевич А. Ф. Выносливость рыб и беспозвоночных при изменении солености среды и методики ее определения. – Тр. Карадаг. биол. станции, 1960а, т. 16, с. 86–131.

Карпевич А. Ф. Влияние изменяющегося стока рек и режима Азовского моря на его промысловую и кормовую фауну. – Тр. Азов. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва, 1960б, т. 1, вып. 1, с. 3–113.

Карпевич А. Ф. Влияние вод с увеличенным количеством Са на азовских моллюсков (материалы к акклиматизации Syndesmia ovata и Corbulomya maeotica в Аральском море). – Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1962, т. 12, с. 42–54.

Карпевич А. Ф. Значение адаптации видов при определении их солеустойчивости. – Гидробиол. журн., 1968, т. 4, № 2, с. 15–23.

Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М., 1975. 432 с.

Карпевич А. Ф., Шурин А. Т. Влияние солености и иона марганца на выживаемость и газообмен Macoma baltica. – В кн.: Моллюски и их роль в экосистемах. Л., 1968, с. 49–51.

Кафиани К. А., Маленков А. Г. Роль ионного гомеостаза клетки в явлениях роста и развития. – Успехи соврем. биологии, 1976, т. 81, № 3, с. 445–463.

Кирпичников В. С. Функциональные различия между аллелями локуса лактатдегидрогеназы у камчатской нерки (к проблеме поддержания биохимического полиморфизма в популяциях животных и растений). – В кн.: II Всесоюз. совещ. по биохимич. генетике, кариолог., полиморфизму и мутагенезу у рыб: Тез. докл. Л., 1978, с. 32–33.

Книпович Н. М. Гидрология морей и солоноватых вод. М.; Л., 1938. 513 с.

Кожанчиков И. В. Внутривидовые биологические формы у животных. – Природа, 1948, № 3, с. 43–51.

Козлитина Л. М. Устойчивость некоторых моллюсков и их клеток к опреснению в связи с условиями обитания. – Науч. сообщ. Ин-та биологии моря, Владивосток, 1971, т. 2, с. 106–107.

Кондратенков А. П. Анализ межпопуляционных различий Hydrobia ulvae (Gastropoda) методом ступенчатой акклимации. – В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976, с. 124–131.

Конев С. В., Аксенцев С. Л., Черницкий Е. А. Кооперативные переходы белков в клетке. Минск, 1970. 200 с.

(Корочкин Л. А.) Korochkin L. Genetic regulation of isozyme synthesis in cells. Intern. Rev. Cytol., 1978, Suppl. 8, p. 171–228.

Крепс Е. М. О влиянии изменения концентрации солей в окружающей среде на литоральные формы Balanidae. – Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1925, т. 55, вып. 1, с. 11–28.

Крепс Е. М. Исследование над газообменом у Balanus crenatus при разной концентрации солей в окружающей среде. – Тр. Мурман. биол. станции, 1929, т. 3, с. 1–32.

Крепс Е. М. Об оценке сравнительно-физиологических факторов. – В кн.: Первое совещание биогруппы АН СССР по физиологическим проблемам. М.; Л., 1937, с. 31–32.

Крепс Е. М. История Земли и биохимическая эволюция. – Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1972, т. 8, № 3, с. 222–232.

Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 322 с.

Кузьмина О. Ю. Роль внутриклеточных неорганических ионов в адаптации некоторых пойкилоосмотических животных к изменению солености среды: Дис. канд. биол. наук. Л., 1982. 172 с.

Кудинова-Пастернак Р. К. Выживание черноморского корабельного червя (Teredo navalis L.) в морской воде различной солености и температуры. – Зоол. журн., 1960, т. 39, № 7, с. 1003–1011.

Кулаковский Э. Е. Влияние опреснения на нейросекреторную систему мидий Mytilus edulis (L.) из Белого моря. – В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976, с. 160–175.

Кулаковский Э. Е., Львова Т. Г. Роль нейросекреции в приспособлениях морских беспозвоночных к изменениям солености среды. – В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1976, с. 104–106.

Кушнер В. П. Пространственная организация макромолекул и физико-химические характеристики денатурационных изменений белков. – В кн.: Механизмы проницаемости, возбуждения и повреждения клетки. Л., 1969, с. 4–40.

Лаврова Е. А., Наточин Ю. В. Угнетение меркузалом и этакриновой кислотой хлорной проницаемости и транспорта натрия в коже лягушки. – Биофизика, 1981, т. 26, № 4, с. 651–656.

Лазарева Л. П. О поглощении кислорода гребневиками Pleurobrachia pileus O. F. Müller разных размеров в зависимости от температуры и солености окружающей среды. – Тр. Карадаг. биол. станции, 1961, т. 17, с. 85–96.

Левин С. В. Структурные изменения клеточных мембран. Л., 1976. 224 с.

Линдберг Г. У. Биогеографический метод познания четвертичного периода. – Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948а, № 5, с. 849–859.

Линдберг Г. У. О причине сохранности микрорельефа суши на дне моря. – Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948б, № 5, с. 339–459.

Линдберг Г. У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. Л., 1955. 334 с.

Линдберг Г. У. Биогеография, значение для решения палеогеографических проблем. – Зоол. журн., 1965, т. 44, № 1, с. 3–16.

Линдберг Г. У. Парадоксальные выводы биогеографии в свете новейших данных океанической геологии и геофизики. – Зоол. журн., 1970, т. 49, № 11, с. 1605–1613.

Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л., 1972. 547 с.

Линдберг Г. У. Значение ныне живущих организмов для познания геологического прошлого. – Журн. общ. биологии, 1974, т. 35, № 1, с. 3–12.

Линдберг Г. У. Происхождение шельфа в свете гипотезы крупных колебаний уровня океана. – В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., 1976, с. 19–23.

Лифшиц Г. М. Адаптивное поведение как фактор поддержания генетической стабильности изолированной популяции наземного моллюска (Chondrus bidens (Kryn.)). – Генетика, 1978, т. 14, № 3, с. 449–455.

Лобашов М. Е. Фазность в изменении реакции „живого вещества" в процессе приспособления организма. – ДАН СССР, 1949, т. 68, № 4, с. 793–796.

Лобашов М. Е. Генетика. Л., 1963. 489 с.

Лопатина Н. Г., Ушаков Б. П., Шапиро Е. А. Соотношение структурных и функциональных изменений при местном стойком возбуждении мышц у беспозвоночных. – Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1953, т. 1, с. 86–106.

Луканин В. В. Исследование адаптивных реакций сцифомедузы Белого моря Aurelia aurita (L.) к изменению солености внешней среды. – В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976, с. 26–58.

Луканин В. В. Клеточные и организменные реакции беломорских мидий на сезонные изменения солености среды. – Журн. общ. биологии, 1979, т. 11, № 5, с. 746–750.

Луканин В. В., Бергер В. Я. Устойчивость к пониженной солености некоторых беломорских турбеллярий. – Зоол. журн., 1976, т. 55, № 5, с. 665–669.

Луканин В. В., Лангуев Н. К. Закономерности распределения и экология поселения мидий Mytilus edulis на беломорской литорали. – В кн.: Экологические исследования перспективных объектов марикультуры Белого моря. Л., 1980, с. 28–37.

Луканин В. В., Ошурков В. В. Структура литоральных поселений мидии в Кандалакшском заливе Белого моря. – Биология моря, 1981, № 5, с. 33–38.

Луканин В. В., Ошурков В. В., Бергер В. Я. О распределении и запасах мидии в Кандалакшском заливе Белого моря. – В кн.: Итоги и перспективы изучения биологических ресурсов Белого моря. Л., 1983, с. 49–55.

Луканин В. В., Хлебович В. В. Влияние ингибиторов синтеза белка на метаморфоз и адаптивную способность сцифомедузы Aurelia aurita (L.) при воздействии на них опреснения. – Онтогенез, 1979, т. 10, № 1, с. 80–83.

Львова Т. Г. Жизненный цикл и соленостные адаптации Micronephthys minuta в Белом море: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 20 с.

Максимов В. И. Адаптации ферментов по стабильности. – Успехи соврем. биологии, 1973, т. 76, № 1, с. 21–33.

Максимова М. П. Ионный и органический сток и соотношение главных ионов в реках Карельского побережья Белого моря. – В кн.: Гидробиологические исследования на Карельском побережье Белого моря. Л., 1967, с. 9–14.

Маленков А. Г. Ионный гомеостаз и автономное поведение опухоли. М., 1976. 171 с.

Марковский Ю. М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. II. – В кн.: Днепровско-Бугский лиман. Киев, 1954. 208 с.

Мартинсон Г. Г. Происхождение фауны Байкала в свете палеонтологических исследований. – ДАН СССР, 1958, т. 120, № 5, с. 1155–1158.

Матвеева Т. А. Биология Mytilus edulis Восточного Мурмана. – Тр. Мурман. биол. станции, 1948, т. 1, с. 215–241.

Матвеева Т. А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей. – В кн.: Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974, с. 65–190.

Медведева Н. Б. О влиянии солей на выживаемость Corophium curvispinum. – Работы Волжск. биол. станции, 1925, т. 8, с. 1–3.

Меерсон Ф. З. Общий механизм адаптации и профилактики. М., 1973. 360 с.

Милейковский С. А. О связи между температурными границами нереста вида и его зоогеографической принадлежностью у морских беспозвоночных. – Зоол. журн., 1960, т. 39, № 5, с. 666–669.

Милейковский С. А. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды. – Тр. Ин-та океанологии, 1970, т. 88, с. 113–149.

Милейковский С. А. Экология размножения морского бентоса. М., 1981. 91 с.

Милсум Дж. Анализ биологических систем управления. М., 1978. 502 с.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., 1976. 291 с.

Михайлова О. Ю., Бергер В. Я., Ковалева Н. М., Лаврова Е. А., Наточин Ю. В., Хлебович В. В. Электролитный состав мышц морских моллюсков при повреждении и репарации клеток. – Цитология, 1979, т. 21, № 5, с. 579–585.

Мончадский А. С. Экологические факторы и принципы их классификации. – Журн. общ. биологии, 1962, т. 23, № 5, с. 370–380.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Экология каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне. – Зоол. журн., 1953, т. 32, № 2, с. 203–211.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азовско-Черноморском бассейне. М.; Л., 1960. 298 с.

Насонов Д. Н. Контрактуры поперечно-полосатых мышц, полученные действием изоамилового спирта. – ДАН СССР, 1948, т. 63, № 5, с. 597–661.

Насонов Д. Н. Контрактуры поперечно-полосатых мышц, вызванные действием сулемы. – ДАН СССР, 1949, т. 64, № 4, с. 595–598.

Насонов Д. Н. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М.; Л., 1959. 422 с.

Насонов Д. Н., Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешнее воздействие. М.; Л., 1940. 252 с.

Наточин Ю. В. Реакция мидий на раздельные изменения осмотической концентрации и солености среды. – Журн. общ. биологии, 1966, т. 27, № 14, с. 473–479.

Наточин Ю. В. Транспорт воды и натрия в осморегулирующих организмах: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. Л., 1967. 35 с.

Наточин Ю. В. Ионорегулирующая функция почки. Л., 1976. 267 с.

Наточин Ю. В., Бергер В. Я. Ионный состав клеток моллюсков – эволюционный и экологический аспекты. – Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1979, т. 15, № 3, с. 295–302.

(Наточин Ю. В., Бергер В. Я., Хлебович В. В., Лаврова Е. А., Михайлова О. Ю.) **Natochin Yu. V., Berger V. Ja., Khlebovich V. V., Lavrova E. A., Michailova O. Yu.** The participation of electrolytes in adaptation mechanisms of intertidal molluscs cells to altered salinity. – Comp. Biochem. Physiol., 1979, vol. 63A, N 1, p. 115–119.

Наточин Ю. В., Гусев Т. П., Лаврова Е. А. Исследование ионной регуляции органа Боянуса у морских двустворчатых моллюсков. – Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1972, т. 8, № 2, с. 133–141.

Наточин Ю. В., Михайлова О. Ю., Лаврова Е. А., Хлебович В. В. Содержание воды и электролитов в клетках аддуктора мидии Mytilus edulis в широком диапазоне солености морской воды. — Биология моря, 1979а, № 4, с. 54–60.

Наточин Ю. В., Михайлова О. Ю., Лаврова Е. А., Хлебович В. В. Вода и электролиты в аддукторе Mytilus edulis при акклимации к сниженной солености in vivo и in vitro. – Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1979б, т. 15, № 2, с. 170–176.

Никольский Н. Н., Трошин А. С. Транспорт сахаров через клеточные мембраны. Л., 1973. 222 с.

Орбели Л. А. Избр. тр. М.; Л., 1961, т. 1. 518 с.

Ошурков В. В., Луканин В. В. Сублиторальные поселения мидии в Кандалакшском заливе Белого моря. – Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1982, № 15, с. 5–11.

Певзнер Л. З. Функциональная биохимия нейроглии. Л., 1972. 200 с.

Полянский Ю. И. Дальнейшие наблюдения над холодоустойчивостью некоторых массовых видов литоральных беспозвоночных. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1953, т. 13, с. 190–206.

Полянский Ю. И. Стойкость к отрицательным температурам некоторых литоральных и сублиторальных моллюсков Баренцева моря на эмбриональных и постэмбриональных стадиях развития. – Тр. Мурман. биол. станции, 1955, т. 2, с. 17–31.

Полянский Ю. И. Температурные адаптации у инфузорий. 1. Зависимость теплоустойчивости Paramecium caudatum от температурных условий существования. – Зоол. журн., 1957, т. 36, № 11, с. 1630–1646.

Полянский Ю. И. Дискуссия. – В кн.: Клетка и температура среды. М.; Л., 1964, с. 286–288.

Пчелинцев В. Ф., Коробцов И. А. Основы палеонтологии. М., 1960, т. 4. 517 с.

Розенталь Д. Л., Суздальская И. П. Исследование субстанциональных изменений при повреждении и возбуждении клетки методом витального окрашивания. –

В кн.: Достижения современной физиологии нервной и мышечной системы. М.; Л., 1965, с. 75–103.

Розель Д. Л., Трошин А. С. Новые данные об субстанциональных изменениях при повреждении и возбуждении клеток. – Цитология, 1963, т. 6, № 2, с. 216–219.

Розин М. А. Производные бензимидазола и неспецифическая сопротивляемость. – В кн.: Производные бензимидазола и клеточная резистентность. Л., 1967, с. 5–32.

Розин М. А. Изучение роли синтеза белка в механизме влияния фармакологических средств на клеточную резистентность. – В кн.: Синтез белка и резистентность клеток. Л., 1971, с. 3–7.

Романова Н. Н. Распределение Amphipoda и Cumacea в Северном Каспии в зависимости от солености и характера грунта: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1956. 15 с.

Рункова Г. Г., Максимов В. Н., Ковальчук Л. А., Хохуткин И. М. Эндогенная активность оксидаз и их реакция на тироксин в гомогенатах двух морф Bradybaena fruticum (Müll.) в разных условиях. – Цитология, 1974, т. 16, № 2, с. 220–225.

Русанова М. Н. Биология и жизненный цикл Balanus balanoides в Белом море. – В кн.: Материалы по комплексному изучению Белого моря. М.; Л., 1963, вып. 2, с. 66–76.

Русанова М. Н., Хлебович В. В. О влиянии на фауну Белого моря аномальных условий 1965–1966 годов. – Океанология, 1967, т. 7, № 1, с. 164–167.

Савватеев В. Б. О физиологии приспособления балянусов к колебаниям солености. – Зоол. журн., 1952, т. 31, № 6, с. 801–805.

Саркисов Д. С. Очерки по структурным основам гомеостаза. М., 1977. 351 с.

Серавин Л. Н. Изменение резистентности Paramecium caudatum в процессе адаптации к солям $CaCl_2$, NaCl и KCl. – ДАН АН СССР, 1958, т. 126, № 6, с. 1090–1092.

Серавин Л. Н. Взаимосвязь различных функций Paramecium caudatum в процессе привыкания к растворам солей. – Цитология, 1959а, т. 1, № 1, с. 120–126.

Серавин Л. Н. Влияние химических агентов на подвижность Paramecium caudatum. – Зоол. журн., 1959б, т. 38, № 4, с. 412–419.

Серавин Л. Н. Зависимось времени выживания водных животных от концентрации химического агента в среде. – Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1962, т. 19, с. 149–160.

Серавин Л. Н. Анализ понятия „гомеостаз". – Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1972, т. 21, с. 3–27.

Сергиевский С. О. Фенотипическая структура природных популяций полиморфного литорального моллюска Littorina obtusata (L.) (Gastropoda, Prosobranchia). – В кн.: VI Всесоюз. совещ. по изуч. моллюсков. Л., 1979, с. 71–73.

Сергиевский С. О. Экологическое изучение полиморфизма литорального моллюска Littorina obtusata (L.) в Белом море. – В кн.: Тез. Всесоюз. совещ. по биол. ресурсам Белого моря. Л., 1982а, с. 78–79.

Сергиевский С. О. Дифференциальная зараженность фенотипов переднежаберного моллюска Littorina obtusata (L.) партенитами трематод. – ДАН СССР, 1982б, т. 267, № 1, с. 246–249.

Сергиевский С. О. Полиморфизм окраски раковины: параметрическая система. – В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Л., 1983, с. 52–54.

Сергиевский С. О., Бергер В. Я. Популяционно-физиологический анализ полиморфизма окраски раковины Littorina obtusata (Gastropoda: Prosobranchia). – В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Л., 1983, с. 55–56.

Сергиевский С. О., Бергер В. Я. Физиологические различия основных фенотипов окраски раковины брюхоногого моллюска Littorina obtusata. – Биология моря, 1984, № 2, с. 36–44.

Сергиевский С. О., Гранович А. И., Михайлова Н. А. Неравномерное распределение по литорали моллюсков Littorina obtusata и L. saxatilis, зараженных партенитами трематод. – Зоол. журн., 1984, т. 63, № 6, с. 929–931.

Сеченов И. М. Элементы мысли. 1878. (Цит. по: Сеченов И. М. Изб. произв. М., 1953, с. 224–333).

Скарлато О. А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л., 1981. 479 с.

Скульский И. А. О роли калия в адаптации морских моллюсков к пониженной солености внешней среды. – В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1976, с. 165–166.

Скульский И. А., Пивоварова Н. Б. Иванова Г. И., Леонтьев В. Г., Буровина И. В., Федоров А. Ф. Адаптация мышечных и нервных клеток мидий к пониженной солености. – В кн.: I Всесоюз. конф. по морской биологии. Владивосток, 1977, с. 129–130.

Слоним А. Д. Физиологические адаптации и периферическая структура рефлекторных ответов организма. – В кн.: Физиологические адаптации к теплу и холоду. Л., 1969, с. 5–19.

Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М., 1971. 448 с.

Соколов В. А. О функциональных связях между церебральными и висцеральными ганглиями двустворчатых моллюсков. – В кн.: Физиологические основы экологии водных животных. Севастополь, 1965, с. 92.

Солдатова И. Н. Об отношении к изменению солености среды черноморских двустворчатых моллюсков семейства Teredinidae. – Вопр. экологии, 1962, т. 5, с. 205–206.

Солдатова И. Н. Реакции клеток мерцательного эпителия двустворчатых моллюсков рода Teredo на изменение солености морской воды. – Цитология, 1970, т. 12, № 3, с. 330–337.

Солдатова И. Н., Турпаева Е. П. О продолжительности адаптации при изменении солености среды у двустворчатого моллюска Teredo navalis L. и многощетинкового червя Mercierella enigmatica Fauvel. – ДАН СССР, 1960, т. 130, № 3, с. 646–648.

Старк И. Н. Изменения в бентосе Азовского моря в условиях меняющегося режима. – Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та рыбного хозяйства и океанографии, М., 1955, т. 31, № 1, с. 217–232.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л., 1970. 372 с.

Схоль Е. Д. Об одном из механизмов адаптации изолированных клеток млекопитающих к температуре. – Цитология, 1962, т. 4, № 5, с. 562–565.

Схоль Е. Д. О повышении устойчивости изолированных тканей млекопитающих к температуре. – В кн.: Проблемы цитоэкологии. М.; Л., 1963, с. 220–229.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В Краткий очерк теории эволюции. М., 1969. 407 с.

Турпаева Е. П. Эколого-физиологические особенности некоторых беспозвоночных солоноватоводной фауны. – Вопр. экологии, 1962, т. 5, с. 223–225.

Турпаева Е. П. Отношение азовоморского голожаберного моллюска Stiliger bellulus (D'Orbigny) к воде различной солености. – Тр. Ин-та океанологии, 1963, т. 70, с. 197–215.

Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции. – В кн.: На пути к теоретической биологии. М., 1970, с. 11–38.

Ушаков Б. П. Соотношение порогов парабиотического тока и контрактуры соматического мышечного волокна. – ДАН СССР, 1952, т. 85, № 3, с. 673–675.

Ушаков Б. П. О механизме адаптации клеток. – Цитология, 1959, т. 1, № 1, с. 35–47.

Ушаков Б. П. О классификации приспособлений животных и растений и о роли цитоэкологии в разработке проблемы адаптаций. – В кн.: Проблемы цитоэкологии животных. М.; Л., 1963, с. 5–20.

Ушаков Б. П. Современное состояние вопроса о механизме теплового повреждения и причинах изменения теплоустойчивости клеток. – В кн.: Теплоустойчивость клеток животных. М.; Л., 1965, с. 5–54.

Федяков В. В. Двустворчатые и раковинные брюхоногие моллюски бентоса Белого моря – закономерности их распределения: Дис. канд. биол. наук. Л., 1983. 200 с.

Фердман Д. Л. Биохимия. М., 1962. 613 с.

Харазова А. Д. Авторадиографические исследования синтеза белка и РНК при паранекрозе и последующей репарации. – Цитология, 1971а, т. 13, № 1, с. 69–75.

Харазова А. Д. Исследование изменений синтеза белка и РНК в тканях осенних лягушек при обратимом повреждении. – Цитология, 1971б, т. 13, № 12, с. 1483–1490.

Харазова А. Д. Исследование изменений синтеза белка и РНК при реакции клеток на внешнее воздействие: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 157 с.

Харазова А. Д. Изменения синтеза белка и РНК в тканях некоторых морских беспозвоночных при адаптациях к меняющейся солености. – В кн.: Симпозиум по экспериментальной экологии морских беспозвоночных. Владивосток, 1976, с. 179–181.

Харазова А. Д., Бергер В. Я. Изменения синтеза РНК в тканях моллюска Littorina littorea при понижении солености среды. – Цитология, 1974, т. 16, № 2, с. 241–243.

Харазова А. Д., Бергер В. Я. Роль пластического обмена в соленостных адаптациях осмоконформеров. – В кн.: I Всесоюз. конф. по морской биологии. Владивосток, 1977, с. 146–147.

Харазова А. Д., Бергер В. Я., Фатеева В. И., Ярославцева Л. М., Ярославцев П. В. Влияние солености среды на динамику синтеза белка в изолированных жабрах мидии Грея. – Биология моря, 1981, № 6, с. 55–60.

Харазова А. Д., Бергер В. Я., Фатеева В. И., Ярославцева Л. М., Ярославцев П. В. О соотношении организменных и клеточных реакций при адаптации мидии к изменению солености среды. – ДАН СССР, 1983, т. 269, № 1, с. 245–247.

Харазова А. Д., Ростова В. В. Исследование изменений синтеза белка и РНК в тканях беломорского моллюска Coryphella rufibranchialis при пониженной солености среды. – В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976, с. 142–155.

Хлебович В. В. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды. – Журн. общ. биологии, 1962, т. 23, № 2, с. 90–97.

Хлебович В. В. Размножение и развитие некоторых пресноводных моллюсков в связи с особенностями их осморегуляции. – В кн.: Моллюски. Вопросы теоретической и прикладной малакологии. М.; Л., 1965, с. 31–32.

(Хлебович В. В.) Khlebovich V. V. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state. – Mar. Biol., 1969, vol. 2, N 4, p. 338–345.

Хлебович В. В. Активность Hydrobia ulvae (Pennant) и планул Aurelia aurita (L.) при раздельном изменении ионной силы и общей осмотической концентрации среды. – ДАН СССР, 1973, т. 208, № 5, с. 1221–1223.

Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974. 230 с.

Хлебович В. В. Осмотические и соленостные отношения в онтогенезе. – В кн.: Внешняя среда и развивающийся организм. М., 1977, с. 257–292.

Хлебович В. В. Акклимация животных организмов. Л., 1981. 135 с.

Хлебович В. В., Бергер В. Я. Некоторые аспекты изучения фенотипических адаптаций. – Журн. общ. биологии, 1975, т. 36, № 1, с. 11–25.

Хлебович В. В., Кондратенков А. П. Потенциальная эвригалинность беломорского моллюска Hydrobia ulvae. – В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л., 1971, с. 37–38.

(Хлебович В. В., Кондратенков А. П.) Khlebovich V. V., Kondratenkov A. P. Stepwise acclimation – a method for estimating the potential euryhalinity of the gastropod Hydrobia ulvae. – Mar. Biol., 1973, vol. 18, N 1, p. 6–8.

Хлебович В. В., Львова Т. Г. Соленостный преферендум беломорской Hydrobia ulvae. – Зоол. журн., 1976, т. 54, № 2, с. 175–180.

Хлебович В. В., Станкявичус А. В. Пределы ступенчатой адаптации к опреснению Macoma baltica, Mytilus edulis и Mya arenaria из восточной части Балтийского моря. – В кн.: Моллюски. Основные результаты их изучения. Л., 1979, с. 42–43.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М., 1977. 398 с.

Черновская Е. Н. Гидробиологические и гидрохимические условия на литорали Восточного Мурмана и Белого моря. М.; Л., 1956. 114 с.

Черниговский В. Н. Интерорецепторы. М., 1960. 415 с.

Шкорбатов Г. Л. Влияние условий среды на физиологические особенности близких форм пресноводных моллюсков. – ДАН СССР, 1950, т. 70, № 6, с. 1061–1063.

Шкорбатов Г. Л. Основные черты адаптаций биологических систем. – Журн. общ. биологии, 1971, т. 32, № 2, с. 131–142.

Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков, 1973. 200 с.

Шляхтер Т. А. Влияние повышенной солености на функциональную активность клеток мерцательного эпителия жабр мидии и перловицы: Автореф. дис. канд. биол. наук. Л., 1968, с. 3–18.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.; Л., 1946. 396 с.

Шмальгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция. – Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 1961, т. 66, № 2, с. 104–135.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. 2-е изд. М., 1968. 445 с.

Шорыгин А. А. Иглокожие Баренцева моря. – Тр. Морск. науч. ин-та, 1928, т. 3, № 4, с. 315–328.

Яковлева А. М. Панцырные моллюски морей СССР. М.; Л., 1952. 107 с.

Ярвекюльг А. А. О замене солоновато-водной фауны пресноводной в бухте Матсалу. – В кн.: Гидробиологические и ихтиологические исследования внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1968, с. 87–94.

Ярвекюльг А. А. Экология двустворчатых моллюсков в восточной части Балтийского моря. – В кн.: Моллюски. Основные результаты их изучения. Л., 1979, с. 45–47.

Ярославцева Л. М. Исследование адаптаций к опреснению некоторых видов литоральных и эстуарных моллюсков. – В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1976, с. 189–190.

Ярославцева Л. М., Жирмунский А. В. Приспособления морских беспозвоночных к изменениям солености. – Биология моря, 1978, № 2, с. 3–21.

Ярославцева Л. М., Федосеева С. В. Об адаптации некоторых морских моллюсков к обитанию в эстуарии. – Биология моря, 1978, № 5, с. 20–28.

Adolph E. F. General and specific characteristic of physiological adaptations. – Amer. J. Physiol., 1956, vol. 184, p. 18–28.

Adolph E. F. Respectives of adaptation: some general properties. – In: Handbook of physiology. New York, 1964, vol. 4, p. 7–35.

Adolph E. F., Adolph P. E. The regulation of body volume in fresh-water organisms. – J. Exp. Zool., 1925, vol. 1, N 1, p. 25–34.

Allen K. The effect of salinity on the amino acid concentration in Rangia cuneata. – Biol. Bull., 1961, vol. 121, N 3, p. 419–424.

Amende L. M., Pierce S. K. Cellular volume regulation in salinity stressed molluscs: The response of Noetia ponderosa (Arcidae) red blood cells to osmotic variation. – J. Comp. Physiol., 1980a, vol. 138, N 1, p. 283–289.

Amende L. M., Pierce S. K. Free amino acid mediated volume regulation of isolated Noetia ponderosa red blood cells: Control by Ca^{2+} and ATP. – J. Comp. Physiol., 1980b, vol. 138, N 2, p. 291–298.

Amende L. M., Pierce S. K. Structural changes of Noetia ponderosa red blood cell membranes during cell volume regulation in reduced salinites: A freeze fracture study. – J. Comp. Physiol., 1980c, vol. 138, N 2, p. 299–306.

d'Ancona U. The classification of brackish waters with reference to the North Adriatic lagoons. – Arch. oceanograph. limnol., 1959, vol. 11, N 1, p. 93–109.

Anderson J. D., Prosser C. L. Osmoregulation capacity of populations occurring in different salinities. – Biol. Bull., 1953, vol. 105, N 4, p. 313–317.

Anderson J. W., Bedford W. B. Physiological response of the estuarine clam Rangia cuneata to salinity. – Biol. Bull., 1973, vol. 144, N 2, p. 229–247.

Andrews E. B. Osmoregulation and excretion in prosobranch gastropods. Pt 2. Structure in relation to function. – J. Moll. Stud., 1981, vol. 47, N 2, p. 248–289.

Andrussoff N. I. Sur le mode de vie du genre Spirialis des depots tertiaires de la Russie meridionale. – Z. Vest. statniko geol., 1926, r. 11, N 1, p. 3–17

Ankel W. E. Prosobranchia. – In: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Stuttgart, 1936. 240 S.

Arnold D. C. The response of the limpet Patella vulgata L. to waters of different salinities. – J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1957, vol. 36, N 1, p. 121–128.

Avens A. C. Osmotic balance in gastropod molluscs. II. The brackish water gastropod, Hydrobia ulvae Pennant. – Comp. Biochem. Physiol., 1965, vol. 16, N 1, p. 143–153.

Avens A. C., Sleigh M. A. Osmotic balance in gastropod molluscs. I. Some marine and littoral gastropods. – Comp. Biochem. Physiol., 1965, vol. 16, N 1, p. 121–142.

Awapara J., Campbell J. W. Utilization of $C^{14}O_2$ for formation of some amino acids in three invertebrates. – Comp. Biochem. Physiol., 1964, vol. 11, N 2, p. 231–235.

Bakker K. Feeding habits and zonation in some intertidal snails. – Arch. Néerl. Zool., 1959, vol. 13, N 2, p. 230–257.

Baldwin J., Hochachka F. Functional significance of isoenzymes in thermal acclimation. – Biochem. J., 1970, vol. 116, N 2, p. 883–887

Bamford D. R., McCrea J. D. The active absorption of neutral and basic amino acids by the gill of the common cockle Cerastoderma edule. – Comp. Biochem. Physiol., 1975, vol. 50A, N 5, p. 811–817.

Barker J. F. Polymorphism in West African snails. – Heredity, 1968, vol. 23, N 1, p. 81–98.

Barkman J. J. On the distribution and ecology of Littorina obtusata (L.) and its subspecific units. – Arch. Néerl. Zool., 1955, vol. 11, N 1, p. 22–36.

Bartberger C. A., Pierce S. K. Relationship between ammonia excretion rates and hemolimph nitrogenous compounds of a eurihaline bivalve during low salinity acclimation. – Biol. Bull., 1976, vol. 150, N 1, p. 1–14.

Beadle L. C. The effect of salinity changes on the water content and respiration of marine invertebrates. – J. Exp. Biol., 1931, vol. 6, N 3, p. 211–228.

Beadle L. C. Osmotic and ionic regulation in relation to the classification of brackish and inland saline waters. – Arch. oceanograph. limnol., 1959, vol. 11, N 1, p. 143–151.

Beadle L. C., Cragg G. B. Osmotic regulation in freshwater animals. – Nature, 1940, vol. 146, N 3705, p. 1–588.

Bergmann J. R., Graham M. G. Salinity, a factor defining the habitat of the mud snail, Nassarius obsoletus (Say). – Proc. Malacol. Soc. London, 1975, vol. 41, N 6, p. 521–525.

Bernard C. Leçons sur les phénoménes de la vie communes sur animaux et aux vegetaux. Paris, 1878. (Цит. по: Гинецинский, 1963).

Binyon J. Salinity tolerance and permeability to water of the Starfish Asterias rubens L. – J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1961, vol. 41, N 1, p. 161–174.

Blandford P., Little C. Salinity detection by Hydrobia ulvae and Potamopyrgus jenkinsi. – J. Mar. Biol. Ecol., 1983, vol. 68, N 1, p. 25–38.

Borowitzka L. J., Brown A. D. The salt relations of marine and halophilic species of the unicellular green alga, Dunaliella: The role of glycerol as a compatible solute. – Arch. Microbiol., 1974, N 1, vol. 96, p. 37–52.

Bottazzi F. Osmotischer Druck und electrische Leitfänigkeit der Flüssigkeiten, pflanzlichen und tierischen Organismen. – Ergeb. Physiol., 1908, Bd 7, S. 161–402.

Bouxin H. Influence des variations rapides de la salinité sur la consommation d'oxygéne chez Mytilus edulis var. galloprovincialis. – Bull. Inst. Oceanograph., 1931, vol. 56, N 1, p. 1–11.

Brewer P. G., Densmore C. D., Muus R., Stanley R. J. Hydrography of the Red Sea brines. – In: Hot brines and recent heavy metal deposits in the Red Sea. Berlin, 1969, p. 138–147.

Bricteux-Gregoire S., Buchateau-Bosson Gh., Jeuniaux Ch., Florkin M. Constituans osmotiquement actif des muscles adducteurs d'Ostrea edulis adaptés à l'eau de mer ou saumatre. – Arch. intern. physiol. biochem., 1964, vol. 72, N 2, p. 267–275.

Bullock T. N. Compensation for temperature in the matabolism and activity of poikilotherme. – Biol. Rev., 1955, vol. 30, N 2, p. 311–342.

Burton R. T. Cell potassium and the significance of osmolarity in vertabrates. – Comp. Biochem. Physiol., 1968, vol. 27, N 4, p. 763–773.

Burton R. F. The significance of ionic concentrations in the internal media of animals. – Biol. Rev., 1973, vol. 48, N 2, p. 195–231.

Campbell J. W., Bishop S. N. Nitrogen metabolism on molluscs. – In: Comparative biochemistry of nitrogen metabolism. London, **1970**, vol. 1, p. 103–206.

Cannon W. B. The wisdom of the body. London, **1932.** 317 p.

Caspers H. Biologia der Brackwasserzonen im Elbeästuar. – Verh. Intern. Vereinig. Limnol., **1956**, Bd 18, S. 687–698.

Castagna M., Chanley P. Salinity tolerance of some marine bivalves and estuarine environments in Virginia waters on the Midatlantic coast. – Malacologia, **1973**, vol. 12, N 1, p. 47–96.

Chaisemartin R. A., Chaisemartin C., Breton J. C. Variations ecophenotypiques de l'activité metabolique et du patron isoenzymatiques de la deshydrogenase lactique chez Patella vulgata (Prosobranches) et Pachygrapsus marmoratus (Decapodes). – C. r. Soc. Biol., **1973**, vol. 166, N 11, p. 1522–1527

Chez R. A., Palmer R. R., Schultz S. G., Curran P. F. Effects of inhibitors on alanin transport in isolated rabbit ileum. – J. Gen. Physiol., **1967**, vol. 50, N 12, p. 2357–2375.

Clark M. E., Zounes M. The effect of selected cell osmolytes on the activity of lactate dehydrogenase from the euryhaline polychaete, Nereis succinea. – Biol. Bull., **1977**, vol. 153, N 3, p. 468–484.

Coleman N. Water loss from aerially exposed mussels. – J. Exp. Mar. Biol. and Ecology, **1973**, vol. 12, N 1, p. 145–155.

Conklin R., Krogh A. A note on the osmotic behaviour of Eriocheir in concentrated and Mytilus edulis in diluted sea water. – Ztschr. vergl. Physiol., **1938**, Bd 26, H. 2, S. 239–241.

Cook L. M. The genetics of Cepaea nemoralis. – Heredity, **1967**, vol. 22, N 3, p. 397–410.

Crampton H. E. Studies on the variation, distribution and evolution of the genus Partula: The species inhabiting Moorea. – Carneg. Inst. Wash. Publ., **1932**, vol. 4, N 10, p. 334–338.

Dahl E. Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters. – Oikos, **1956**, vol. 7, N 1, p. 1–27.

Das A. B., Prosser C. L. Biochemical changes in tissues of goldfish acclimated to high and low temperatures. 1. Protein synthesis. – Comp. Biochem. Physiol., **1967**, vol. 21, N 3, p. 449–467.

Davenport J. Is Mytilus edulis a short term osmoregulator? – Comp. Biochem. Physiol., **1979**, vol. 64A, N 1, p. 91–95.

Davenport J. The opening response of mussels (Mytilus edulis L.) exposed to rising sea-water concentrations. – J. Mar. Biol. Assoc. U. K., **1981**, vol. 61, N 4, p. 667–678.

Day J. H. The ecology of South African estuaries. 1. A review of estuarine conditions in general. – Trans. Roy. Soc. S. Africa, **1951**, vol. 33, N 1, p. 53–91.

Dick D. A. T. Water movements in cells. – In: Membranes and ion transport. London, **1970**, vol. 3, p. 211–250.

Dill D. B., Adolph E. F., Wilber C. G. Adaptation to the environment. Washington, **1964.** 1056 p.

Dongen A. van. The preference of Littorina obtusata for Fucacea. – Arch. Néerl. Zool., **1955**, vol. 11, N 3, p. 373–386.

Eddy A. A. A net gain of sodium ions and a net loss of potassium ions accompanying the uptake of glycine by mouse ascitestumor cells in the presence of sodium cyanide. – Biochem. J., **1968**, vol. 108, N 2, p. 195.

Ekman S. Zoogeography of the sea. London, **1953.** 417 p.

Fischer R. A., Diwer C. Crossingover in the land snail Cepaea nemoralis (L.). – Nature, **1934**, vol. 133, N 3521, p. 834–835.

Florkin M. La regulation isoosmotique intracellulaire chez les invertebres marine eurihalins. – Bull. Acad. roy. Belg., **1962**, vol. 48, N 8, p. 687–694.

Florkin M., Schoffeniels E. Molecular approaches to ecology. New York, **1969.** 203 p.

Flugel H. Über den Einfluss der Temperatur auf die osmotische Resistenz und Osmoregulation der decapoden Garnell Crangon crangon L. – Kieler Meeresforsch., **1960**, Bd 16, H. 2, S. 186–200.

Ford E. B. Genetics polymorphism. London, **1965.** 102 p.

Ford E. B. Ecological genetics. 4th ed. London, **1975.** 442 p.

Fox D. Changes in the tissue chloride of the Californian mussel in response to heterosmotic environments. – Biol. Bull., **1941**, vol. 80, N 1, p. 111–129.
Fredericq L. Sur la concentration moleculaire du sang et des tissues des animaux aquatiques. – Arch. Biol., **1904**, vol. 20, N 5, p. 709–730.
Freel R. W. Patterns of water and solute regulation in the muscle fibres of osmoconforming marine decapod crustaceans. – J. Exp. Biol., **1978**, vol. 72, N 1, p. 107–126.
Freel R. W., Medler S. G., Clark M. E. Solute adjustments in the coelomic fluid and muscle fibres of a euryhaline polychaete Neanthes succinea, adapted to various salinities. – Biol. Bull., **1973**, vol. 144, N 2, p. 262–268.
Freeman R. F. H., Rigler F. H. The responses of Scrobicularia plana (Da Costa) to osmotic pressure changes. – J. Mar. Biol. Assoc. U. K., **1957**, vol. 36, N 3, p. 553–567
Fretter V., Graham A. British prosobranch molluscs. – Proc. Roy. Soc., London, **1962**, vol. 144, p. 3–755.
Garrey W. E. The osmotic pressure of sea water and of the blood marine animals: including some observations on the permeability of animal membranes. – Biol. Bull., **1905**, vol. 8, N 2, p. 257–270.
Gerrard J. F. Volume regulation and alanine transport: Response of isolated axons of Callinected sapidus Rathbun to hypo-osmotic conditions. – Comp. Biochem. Physiol., **1975**, vol. 51A, N 1, p. 225–229.
Gilles R. Osmoregulation in three molluscs: Acanthochitona discrepans (Brown), Glycymeris glycymeris (L.) and Mytilus edulis (L.). – Biol. Bull., **1972**, vol. 142, N 1, p. 25–35.
Gilles R. Osmotic behaviour of isolated axons of a euryhaline and stenohaline Crustacea. – Experientia, 1973, vol. 29, p. 1354–1355.
Gilles R. Mechanisms of iono- and osmoregulation. – In: Marine ecology. New York etc., **1975**, vol. 2, N 1, p. 259–347.
Gilles R. Mechanisms of osmoregulation in animals Chichister etc., **1979.** 667 p.
Gladwell R. T. Heat death in the crayfish Austropotamobius pallipes: Thermal inactivation of muscle membrane-bound ATPases in warm and cold adapted animals. – J. Thermal Biol., **1975**, vol. 1, p. 95–100.
Gordon M. S. Osmotic and ionic regulation in Scottish brown trout and sea trout (Salmo trutta L.). – J. Exp. Biol., **1959**, vol. 36, N 2, p. 253–260.
Gowanloch J. N., Hayes F. R. Contributions to the study of marine gastropods. 1. The physical factors, behaviour and intertidal life of Littorina. – Contrib. Canad. Biol. Fish. New Ser., **1926**, vol. 3, N 1–8, p. 135–168.
Grainger J. N. R. First stages in the adaptation of poikilotherms to temperature changes. – In: Physiological adaptation. Washington, **1958**, p. 79–91.
Gross W. J. An analysis of response to osmotic stress in selected decapod Crustacea. – Biol. Bull., **1957**, vol. 112, N 1, p. 43–62.
Harder W. Reactions of plancton organisms to water stratification. – Limnol. Oceanogr., **1968**, vol. 13, N 1, p. 156–168.
Haschemeyer A. E. V. Compensation of liver protein synthesis in temperature-acclimated toad fish, Opsanus tau. – Biol. Bull., **1968**, vol. 135, N 1, p. 130–140.
Hedgpeth J. W. Some preliminary considerations of the biology of inland mineral waters. – Arch. oceanograph. limnol., **1959**, vol. 11, N 1, p. 111–141.
Hedgpeth J. W. Ecological aspects of Laguna Madre, a hypersaline estuary. – In: Estuaries. Washington, **1967**, p. 408–419.
Hegemann M. Osmoregulation einiger Krebse, Muschella und Fische aus dem Greifswalder Boden. – Biol. Zentr.-Bl., **1964**, Bd 83, H. 5, S. 595–602.
Heuts M. J. Experimental studies on adaptive evolution in Gasterosteus. – Evolution, **1947**, vol. 1, N 1, p. 89–102.
Hippel P. H. von, Schleich T. The effects of neutral salts on the structure and conformational stability of macromolecules in solution. – In: Structure and stability of biological macromolecules. New York, **1969**, p. 417–574.
Hiscock I. D. Osmoregulation in Australian freshwater mussels (Lamellibranchiata). 1. Water and chloride ion exchange in Hyridella australis (Lam.). – Austral. J. Mar. Freshwater Res., **1953**, vol. 4, N 2, p. 317–329.
Hoar W. S. Environmental physiology of animals. – Trans. Roy. Soc. Canada, 1967, vol. 1–3, N 5, p. 127–153.

Hoffman E. K. Control of cell volume. – In: Transport of ions and water in animals. New York, 1977, p. 285–332.

House C. R. Water transport in cells and tissue. London, 1974. 459 p.

Hoyaux J., Gilles R., Heuniax Ch. Osmoregulation in molluscs of the intertidal zone. – Comp. Biochem. Physiol., 1976, vol. A53, N 2, p. 261–365.

Hsia J. C., Wong P. T. S., McLennan D. H. Salt-dependent conformational changes in the cell membrane of Halobacterium salinarium. – Biochem. Biophys. Res. Commun., 1971, vol. 43, N 1, p. 88–93.

Hughes G. M., Kerkut G. A. Electrical activity in a slug ganglion in relation to the concentration of Locke solution. – J. Exp. Biol., 1956, vol. 33, N 2, p. 282–294.

Hunter W. R. Physiological aspects of ecology in nonmarine molluscs. – In: Physiology of Mollusca. Washington, 1964, vol. 1, N 3, p. 83–126.

Jankowsky H. L. Über die hormonale Beeinflussung der Temperatur-Adaptation beim Grasfrosch (Rana temporaria L.). – Ztschr. vergl. Physiol., 1960, Bd 43, H. 3, S. 392–410.

Johansen A. C. In: Randers Fjorde Naturhistorie. Copenhagen, 1918, p. 393–444.

Kalaba R. J. Aerospace Sciences, 1962, vol. 29, N 3, p. 355–356 (Цит. по: Лабутин В. К. Очерки адаптации в биологии и технике. Л., 1970. 160 с.).

Kinne O. Adaptation to salinity – some facts and problems. – In: Physiological adaptation. Washington, 1958, p. 92–106.

Kinne O. Ecological date in the amphipod Gammarus duebeni. – Kiel. Meeresforsch., 1959, Bd 6, N 1, S. 177–202.

Kinne O. Irreversible nongenetic adaptation. – Comp. Biochem. Physiol., 1962, vol. 5, N 2, p. 265–282.

Kinne O. Adaptation: A primary mechanism of evolution. – In: Phylogeny and evolution of Crustacea. Cambridge, 1963, p. 27–50.

Kinne O. Non-genetic adaptation to temperature and salinity. – Helgol Wiss. Meeressunters., 1964, vol. 9, N 1–9, p. 433–458.

Kinne O. Physiology of estuarine organisms with special reference to salinity and temperature: General aspects. – In: Estuaries. Washington, 1967, p. 525–540.

Kinne O. Salinity – animals – invertebrates. – In: Marine ecology. London etc., 1971, vol. 1, N 2, p. 820–995.

Kleinzeller A. Cellular transport of water. – In: Metabolic pathways. New York, 1972, p. 91–131.

Klekowski R. Z. The influence of low salinity and dessication on the survival, osmoregulation and water balance of Littorina littorea. – Polsk. arch. hydrobiol., 1963, vol. 11, N 2, p. 241–250.

Klimowicz H. Mieczaki Zalewu Wislanego i zaleznose ich rozmiesrosenia od zasolenia. – Polsk. arch. hydrobiol., 1958, vol. 5, N 1, p. 93–123.

Koehn R. K. Esterase heterogenity: Dynamics of a polymorphism. – Science, 1969, vol. 163, N 3870, p. 943–944.

Koli L. Die Molluskenfauna des Brackwassergebietes bei Twärmine, Südwestfinnland. – Ann. Zool. Soc., 1961, Bd 22, N 5, S. 1–22.

Komai T., Emura S. A study of population genetics of the polymorphic land snail Bradybaena similaris. – Evolution, 1955, vol. 9, N 3, p. 400–418.

Korringa P. On the supposed compulsatory relation between oviparous oysters and water of reduced salinity. – Année biol., 1957, vol. 33, N 3/4, p. 109–115.

Koschland D. E. Conformation changes at the active site during enzyme action. – Federal Proc., 1964, vol. 23, N 3, p. 719–726.

Kroeger H. Chemical nature of the system controlling gene activities in insect cells. – Nature, 1963, vol. 200, N 4912, p. 1234–1235.

Kroeger H. Hormones, ion balance and gene activity in dipteran chromosomes. – Mem. Soc. Endocrinol., 1967, vol. 15, N 1, p. 55–66.

Kroeger H. The control of puffing by ions: a reply. – Molec. Cell. Endocrinol., 1977, vol. 7, N 1, p. 105–110.

Krogh A. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge, 1939. 242 p.

Lange R. Isoosmotic intracellular regulation. – Nytt. Mag. Zool., 1969, vol. 16, N 1, p. 1–13.

Lange R. Some recent work on osmotic, ionic and volume regulation in marine animals. – Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1972, N 1, vol. 10, p. 97–136.

Lange R., Mostad A. Cell volume regulation in osmotically adjusting marine animals. – J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1967, vol. 1, N 2, p. 209–219.

Lange R., Staaland H., Mostad A. The effect of salinity and temperature on solubility of oxygen and respiratory rate in oxygen-dependent marine invertebrates. – J. Exp. Biol. Ecol., 1972, vol. 2, N 2, p. 217–229.

Lamotte M. Polymorphism of natural populations of Cepaea nemoralis. – Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1959, vol. 24, N 1, p. 65–86.

Lassig J. The distribution of marine and brackish water lamellibranches in the northern Balthic area. – Commentat. Biol., 1965, vol. 28 (5), N 1, p. 1–41.

Lezzi M. Differential gene activation in isolated chromosomes. – Intern. Rev. Cytol., 1970, vol. 29, N 1, p. 127–168.

Little C. Ionic regulation in the queen conch Strombus gigas. – J. Exp. Biol., 1967, vol. 46, N 2, p. 459–474.

Little C. The evolution of kidney function in the Neritacea. – J. Exp. Biol., 1972, vol. 46, N 1, p. 249–261.

Little C. Osmoregulation and excretion in prosobranch gastropods. Pt 1. Physiology and biochemistry – J. Moll. Stud., 1981, vol. 47, N 3, p. 221–247.

Lockwood A. P. M. The osmoregulation of Crustacea. – Biol. Rev., 1962, vol. 37, N 2, p. 257–305.

Lockwood A. P. M., Croghan P. C. The chloride regulation of the brackish and freshwater races of Mesidotea entomon (L.). – J. Exp. Biol., 1957, vol. 34, N 2, p. 253–259.

Loosanoff V., Nomejko P. Existance of physiologically different races of oysters, Crassostrea virginica. – Biol. Bull., 1951, vol. 101, N 2, p. 218–227.

Lubin M. Emergence of order in tissues and communication through cell junctions, implication in growth control and differentiation. – Develop. Biol., 1967, vol. 2, N 1, p. 151–183.

Lucas A. Remarques sur l'ecologie d'Hydrobia Jenkinsi (S. A. Smith) en France. – J. Conchol., 1960, vol. 100, N 3, p. 121–128.

Maloeuf N. S. R. Studies on the respiration and osmoregulation of animals. 1. Aquatic animals without an oxygen transport in internal medium. – Ztschr. vergl. Physiol., 1937, Bd 25, H. 1, S. 1–28.

Marek M., Kroeger H. Influence of Na/Mg on the pattern of esterases in explanted Galleria melonella midgat. – Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 47B, N 3, p. 503–506.

Marek M., Kroeger H. Influence of Na, K, Mg and cooling on proteosynthesis in hemocytes of Galleria melonella. – Comp. Biochem. Physiol., 1976, vol. 53B, N 1, p. 45–47.

McAlister R. O., Fischer F. M. Response of the false limpet, Siphonaria pectinata L. (Gastropoda, Pulmonata) to osmotic stress. – Biol. Bull., 1968, vol. 134, N 1, p. 96–117.

McCallum A. The inorganic composition of the blood in invertebrates and its origin. – Proc. Roy. Soc., London, 1910, vol. 82, N 3, p. 602–624.

McLusky D. S. Ecology of estuaries. London, 1971. 144 p.

McMillan N. F. Possible biological races in Hydrobia ulvae (Pennant) and their varying resistance to lowered salinity. – J. Conchol., 1948, vol. 23, N 1, p. 14–16.

Meenaksi V. R. Anaeribiosis in the south apple-snail Pila virens (Lamarck) during aestivation. – J. Zool. Soc. India, 1957, vol. 9, N 1, p. 62–71.

Mews H. H. Temperature adaptation and resistance in the digestive enzymes. – Ztschr. vergl. Physiol., 1957, Bd 40, H. 4, S. 345–355.

Millar D. B., Sumners M. S., Nisiolek J. A. The isozyme composition of lactatdehydrogenase. – Nature, 1971, vol. 230, N 12, p. 117–119.

Milne A. Some ecological aspects of the intertidal area of the estuary of the Aberdeenshire. – Trans. Roy. Soc., Edinburgh, 1940, vol. 50, p. 107–140.

Möbius K., Heincke F. Die Fische der Ostsee. – Comission zur Wissenschaft. Untersuch. deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1877 bis 1881. 1883, S. 197–296. (Цит. по: Хлебович В. В., 1974).

Moore R. C. (Ed.) Treatise on invertebrate paleontology. Pt 1. Mollusca. New York, 1960, vol. 1, N 1, p. 1–351.

Motwani M. P. Experimental and ecological studies on the adaptation of Mytilus edulis to salinity fluctuations. – Proc. Nat. Inst. Sci. India, Pt B, 1955, vol. 21, N 5–6, p. 227–246.

Murray J., Clarke Br. The inheritance of polymorphic shell characters in Partula (Gastropoda). – Genetica, **1966**, vol. 54, N 6, p. 1261–1277

Murray J., Clarke Br. Inheritance of shell size in Partula. – Heredity, **1968**, vol. 23, N 1, p. 189–198.

Murray J., Clarke Br. Supergenes in polymorphic land snails. I. Partula taeniata. – Heredity, **1976a**, vol. 37, N 2, p. 253–269.

Murray J., Clarke Br. Supergenes in polymorphic land snails. II. Partula sufuralis. – Heredity, **1976b**, vol. 37, N 2, p. 271–282.

Muus B. J. The fauna of Danish estuaries and lagoons: Distribution and ecology of dominating species in the shallow beaches of the mezohaline zone. – Meddelelser fra Danmarks Fiskeri- og Havundersgelser., **1967**, vol. 5, N 1, p. 3–316.

Nagabhushanam R., Sarojini R. Rate of water propulsion of Mulinea lateralis (Say) in relation to salinity and temperature (Mollusca: Lamellibrachiata). – Sci. Cult., **1965**, vol. 31, p. 438–439.

Nicol E. A. F. The ecology of salt-marsh. – J. Mar. Biol. Assoc. U. K., **1935**, vol. 20, N 2, p. 203–261.

Ohsawa W. B., Tsukuda H. Extruding response of the periwinkle Nodilittorina granularis (Gray). – Inst. Polytech. Osaka City Univ., **1955**, vol. 6, p. 71–96.

Oliver L. T., Brand M. von. The influence of lack of oxygen on Schistosoma mansoni cercariae and on infected Austrolorbis glabratus. – Exp. Parasitol., **1953**, vol. 12, p. 339–366.

Orton J. H. Sea temperature, breeding and distribution in marine animals. – J. Mar. Biol. Assoc. U. K., **1920**, vol. 12, p. 339–366.

Palmork K. H. Reports of Hydrography Committee. – In: Cons. perm. int. Explor. Mer., Charlottenlund, **1969**, p. 3–11.

Panikkar N. Osmoregulation in some palaemonid prawns. – J. Mar. Biol. Assoc. U. K., **1941**, vol. 25, N 1, p. 317–359.

Patel N., Kroeger H. Dependence of RNA and protein synthesis on electrolyte concentrations. – Insect Biochemistry, **1972**, vol. 2, N 6, p. 137–142.

Pearse A. S. The emigration of animals from the sea. New York, **1950**. 211 p.

Pearse A. S., Gunter G. Salinity. – In: Treatise on marine ecology and paleoecology, **1957**, vol. 1, p. 252–312.

Pechenik J. A. Egg capsules of Nucella lapillus (L.) protect against low-salinity stress. – J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., **1983**, vol. 71, N 2, p. 165–179.

Pelseneer P. Sur le degré d'eurythermie de certaines larvae marines. – Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, **1901**, t. 5, p. 279–292.

Percival E. A report on the fauna of the estuaries of the River Tamar and the River Lynher. – J. Mar. Biol. Assoc. U. K., **1929**, vol. 16, N 1, p. 81–108.

Perkins U. C. The biology of estuarian and coastal water. New York, **1974**. 678 p.

Petersen G. H. Distinction between Cardium edule and Cardium lamarcki. – Nature, **1958**, vol. 181, N 4605, p. 356–357.

Pettitt C. W. Introduction a l'etude ecologique des stangs mediterranens. – Vie et milieu, **1953**, t. 4, N 4, p. 569–604.

Pettitt C. W. An astimation of the distribution of the shell pattern in Littorina saxatilis (Olivi) with particular regard to the possibility of visual selection in this species. – Malacologia, **1973a**, vol. 14, N 2, p. 339–343.

Pettitt C. W. A proposed nes method of scoring the colour morphs of Littorina saxatilis (Olivi, 1972) (Gastropoda: Prosobranchia). – Proc. Malac. Soc., **1973b**, vol. 40, N 4, p. 531–538.

Picken L. E. R. The mechanism of urine formation in invertebrates. II. The excretory mechanism in certain mollusca. – J. Exp. Biol., **1937**, vol. 14, N 1, p. 20–34.

Pickens P. Heart rate of mussels as a function of latitude, intertidal height and acclimation temperature. – Physiol. Zool., **1965**, vol. 38, N 4, p. 390–405.

Pierce S. K. Volume regulation and valve movement by marine mussels. – Comp. Biochem. Physiol., **1971**, vol. 39A, N 1, p. 103–117.

Pierce S. K. Invertebrate cell volume control mechanism: a coordinated use of intracellular amino acid and inorganic ions as osmotic solute. – Biol. Bull., **1982**, vol. 169, N 2, p. 405–419.

Pierce S. K., Amende L. M. Control mechanisms of amino acid-mediated cell volume regulation in salinity-stressed molluscs. – J. Exp. Zool., 1981, vol. 215, N 3, p. 247–257.

Pierce S. K., Greenberg M. J. The initiation and control of free amino acid regulation of cell volume in salinity stressed marine bivalves. – J. Exp. Biol., 1973, vol. 59, N 3, p. 435–446.

Pierce S. K., Greenberg M. J. Hypoosmotic cell volume regulation in marine bivalves: The effect of membrane potential change and metabolic inhibition. – Physiol. Zool., 1976, vol. 49, N 4, p. 417–426.

Pora E., Carausu S. Sur la resistance de l'amphipode Pontogammarus maeoticus de la mer Noire aux variations de salinite du milieu ambiant. – Ann. sci. univ. Jassy, 1939, vol. 25, N 1, p. 12–21.

Potts W. T. W. The inorganic of osmotic regulation in brackish and fresh-water animals. – J. Exp. Biol., 1954, vol. 31, N 4, p. 618–630.

Potts W. T. W. The inorganic and amino acid composition of some lamellibranch muscles. – J. Exp. Biol., 1958, vol. 35, N 4, p. 749–764.

Potts W. T. W., Parry G. Osmotic and ionic regulations in animals. Oxford, 1964. 412 p.

Precht H. Concepts of temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals. – In: Physiological adaptation. Washington, 1958, p. 50–78.

(Precht H) Прехт Г. Обзор экспериментальных данных по адаптивным изменениям устойчивости. – В кн.: Клетка и температура среды. М.; Л., 1964, с. 206–213.

Prosser C. L. Physiological variations in animals. – Biol. Rev., 1955, vol. 30, N 2, p. 229–262.

Prosser C. L. The species problem from the viewpoint of physiologist. – In: The species problem. Washington, 1957, p. 339–369.

Prosser C. L. General summary: The nature of physiological adaptation. – In: Physiological adaptation. Washington, 1958, p. 167–180.

(Prosser C. L.) Проссер К. Л. Акклимация к холоду метаболических процессов и центральной нервной системы у рыб. – В кн.: Клетка и температура среды. М.; Л., 1964, с. 245–252.

(Prosser C. L.) Проссер К. Л. Сравнительная физиология животных. М., 1977, т. 1. 608 с.

Ranade M. R., Kulkarni C. V. Observations on the behaviour of clams in waters of low salinity. – J. Bombey Nat. Hist. Soc., 1972, vol. 69, N 3, p. 616–634.

Rao K. P. Oxygen consumption as a function of size and salinity in Metapenaeus monoceros Fab. from marine and brackish water environments. – J. Exp. Biol., 1958, vol. 35, N 2, p. 307–313.

Rao K. P. Oxygen consumption in a brackish water crustaceans Sesarma plicatum and a marine crustacean Lepas anatirifera. – Crustaceana, 1962, vol. 4, N 1, p. 75–81.

(Rao K. P.) Рао К. П. Некоторые биохимические механизмы акклимации тропических пойкилотермных животных к низкой температуре. – В кн.: Клетка и температура среды. М.; Л., 1964, с. 73–80.

Rao K. P., Madanmohandro G. Chloride regulation and its relation to oxygen consumption in the brackish water crab Sesarma plicatum. – Crustaceana, 1963, vol. 5, N 3, p. 188–192.

Redeke H. C. Zur Biologie der nederländischen Brackwassertypen. – Bijdr Dierk Amsterdam, 1922, Bd 22, S. 329–335.

Redeke H. C. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnise der Flora und Fauna des Brackwassers. – Verh. Intern. Vereinig. Limnol., 1933, Bd 6, S. 46–61.

Remane A. Brackwasserfauna. Zool. Anz., 1934, Bd 7, S. 34–74.

Remane A. Einführung in die Zoologische Ökologie der Nord-und Ostsee. – In: Tierwelt der Nord-und Ostsee. Stuttgart, 1940, Bd 34, H. 1a. 238 S.

Remane A., Schlieper C. Die Biologie des Brackwassers: Die Binnengewässer. Stuttgart, 1958, Bd 22. 348 S.

Reschöft K. Untersuchungen zur zellulären osmotischen und thermischen Resistanz verschiedener Lamellibranchier der deutschen Küstengewässer. – Kieler Meeresforsch., 1961, Bd 17, H. 1, S. 65–84.

Robertson J. D. Ionic regulation in some marine invertebrates. – J. Exp. Biol., **1949**, vol. 26, N 2, p. 182–200.

Robertson J. D. Futher studies on ionic regulation in marine invertebrates. – J. Exp. Biol., **1953**, vol. 30, N 2, p. 277–296.

Robertson J. D. Osmotic and ionic regulation. – In: Physiology of mollusca. New York, **1964**, vol. 1, p. 283–311.

Roeder K. D. The control of tonic and locomotor activity in the praying mantis (Mantis religiosa L.). – J. Exp. Zool., **1937**, vol. 75, N 3, p. 353–365.

Ronquist G., Agren G. Mg^{2+} and Ca^{2+}-stimulated adenosine triphosphattase at the outher surface of Ehrlich ascites tumor cells. – Cancer. Res., **1975**, vol. 35, N 6, p. 1402–1406.

Rorive G., Kleinzeller A. The effect of ATP and Ca^{2+} on the cell volume in isolated kidney tubules. – Biochem. biophys. acta, **1972**, vol. 274, N 2, p. 226–239.

Rosenberg R., Rosenberg K. Salinity tolerance in three Scandinavian population to Littorina littorea (L.) (Gastropoda). – Ophelia, **1973**, vol. 10, N 2, p. 129–139.

Ruiter L. de. Natural selection in Cepaea nemoralis. – Arch. Néerl. Zool., **1958**, vol. 12, N 4, p. 571–573.

Rumsey T. J. Some aspects of osmotic and ionic regulation in Littorina littorea (Gastropoda, Prosobranchia). – Comp. Biochem. Physiol., **1973**, vol. A45, N 2, p. 327–344.

Rünnström S. Weitere Studien über die Temperaturanpassung der Forpflanzung und Entwicklung marine Tiere. – Bergens Mus. Arbok, Naturvid, **1929**, Bd 10, S. 1–45.

Sacchi C. F. Relazioni ecologia-policromatismo nel Prosobranop intertidal, L. obtusata (L.) II. Ricercha biomotricha. – Biol. Zool., **1961**, vol. 28, s. 517–528.

Sacchi C. F. Contribution à l'étude des rapports écologies polychromatisme chez un Prosobranche littoral, Littorina obtusata. IIIà Donnés experimentales et diverse. – Cah. Biol. Mar., **1963**, vol. 4, N 2, p. 299–313.

Sacchi C. F. Le polychromatisme des Littorines (Gastropodes: Prosobranches) d'Europe: pointe de vue d'un écologiste. – Mém. Soc. Zool. de France, **1974**, vol. 37, N 1, p. 61–101.

Salthe S. N. Comparative catalitic studies of lactic dehydrogenases in the amphibia: environmental and physiological correlations. – Comp. Biochem. Physiol., **1965**, vol. 16, N 4, p. 393–408.

Schafer J. A., Heinz E. The effect of reversal of Na and K electrochemical potential gradients on the active transport of amino acids in English ascides tumor cells. – Biochem. biophys. acta, **1971**, vol. 249, N 1, p. 15.

Schechter V. Tolerance of the snail, Thais floridena, to waters of low salinity and the effect of the size. – Ecology, **1943**, vol. 24, N 1–4, p. 493–499..

Schelford V. E. Principles and problems of ecology as illustrated by animals. – J. Ecology, **1915**, vol. 3, N 1, p. 1–15.

Schlieper C. Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. – Ztschr. vergl. Physiol., **1929**, Bd 9, H. 2–3, S. 478–514.

Schlieper C. Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen. – Verh. Intern. Vereinig. Limnol., **1933**, Bd 6, S. 218–224.

Schlieper C. Über die physiologischen Wirkungen des Brackwassers. – Kieler Meeresforsch., **1955**, Bd 11, H. 1, S. 22–23.

Schlieper C. Genotypische und phaenotypische Temperatur und Salzgehalts Adaptationen bei marinen Bodenvertebraten der Nord und Ostsee. – Kieler Meeresforsch., **1960**, Bd 16, H. 2, S. 180–185.

(Schlieper C.) Шлипер К. Экологические адаптации и реакции клеток, наблюдаемые на переживающей изолированной ткани жабр двустворчатых моллюсков. – В кн.: Клетка и температура среды. М.; Л., **1964**, с. 129–134.

Schlieper C., Flugel H., Rudolf J. Temperature and salinity relationships in marine bottom invertebrates. – Experientia, **1960**, vol. 16, N 10, p. 470–472.

Schlieper C., Kowalski R. Quantitative Beobachtungen über physiologische Ionenwirkungen im Brackwasser. – Kieler Meeresforsch., **1956**, Bd 12, H. 2, S. 154–165.

(Schlieper C., Theede H.) Шлипер К., Тиде Г. Приспособление морских животных к абиотическим факторам среды. – Биология моря, **1975**, № 6, с. 3–25.

Schoffeniels E. Inzymes pattern of lactic dehydrogenase isolated from various crustacea of the north Carolinian coast. – Arch Intern. Physiol. Biochem., **1970**, vol. 78, N 1, p. 135–139.

Schoffeniels E. Adaptations with respect to salinity. – Biochem. Soc. Symp., **1976**, vol. 41, N 2, p. 179–204.

Schoffeniels E., Gilles R. Ionoregulation and osmoregulation in mollusca. – In: Chemical zoology. New York; London, **1972**, vol. 6, p. 393–420.

Sedlmair H. Verhaltens-, Resistens-, und gehaüse Unterschieden bei den polymorphen Banderschnecken Cepaea hortensis Müll. und C. nemoralis L. – Biol. Zentr.-Bl., **1956**, Bd 75, S. 281–313.

Segal E. Macrogeographic variation as a thermal acclimation in an intertidal mollusca. – Biol. Bull., **1956**, vol. 111, N 1, p. 129–152.

Segal E. Acclimation in molluscs. – Amer. Zoologist, **1961**, vol. 1, N 2, p. 235–244.

Segal E., Dehnel P. A. Osmotic behaviour in an intertidal limpet Acmaea limatula. – Biol. Bull., **1962**, vol. 122, N 3, p. 417–430.

Segerstrålc S. G. On the immigration of glacial relict of Northern Europa, with remarks of their prehistory. – Comment. for. Helsingf., **1957**, N 16, p. 5–116.

Segerstråle S. G. Brackishwater classification: A historical surrey. – Arch. oceanograph. Limnol., **1959**, vol. 11, N 1, p. 7–33.

Shaw J. The mechanism of osmoregulation. – In: Comparative biochemistry. New York; London, **1960**, vol. 2, N 7, p. 471–518.

Shoup C. S. Salinity of the medium and its effect of the respiration in the sea anemone. – Ecology, **1932**, vol. 8, N 1, p. 81–85.

Sindermann C. J., Farrin A. Ecological studies of Cryptocotyle linqua whose larvae cause „pigment spot" of marine fish. – Ecology, **1962**, vol. 43, N 1, p. 69–75.

Sindermann C., Rosenfield A. The ecology of marine dermatitis-producing schistosomes. III. Oxygen consumption of normal and parasitized Nassarius obsoletus (Nassa obsoleta) under varying conditions of salinity. – J. Parasitol., **1957**, vol. 43, N 5, p. 28.

Smith D. A. S. Distruptive selection and morph-ratio clines in the polymorphia snail Littorina obtusata (L.) (Gastropoda, Prosobranchia). – J. Moll. Stud., **1976**, vol. 42, N 1, p. 114–135.

Smith H. I. A note on the tolerance of low salinities by nereid polychaetes and its relation to temperature and reproductive habit. – L'Anne. Biologique, **1957**, vol. 33, N 1, p. 93–107.

Somero G. N., Low P. S. Enzyme hydrotation may explain catalitic efficiency differences among lactats dehydrogenase homologues. – Nature, **1977**, vol. 266, N 4287, p. 276–278.

Somero G. N., Neubauner M., Low P. S. Neutral salt effect on the velocity and activation volume of the lactate denydrogenase reaction: evidence for enzyme hydration during catalisis. – Arch. Biochem. Biophis., **1977**, vol. 181, N 2, p. 225–247.

Southward A. J., Southward E. C. Observation on the role dissolved organic compounds in the nutrition of benthic invertebrates. – Sarsia, **1972**, vol. 50, N 2, p. 29–46.

Staaland H. Respiratory rate and salinity preference in relation to the ecology of three marine prosobranchs: Bucoinum undatum L., Neptunea antique (L.) and Neptunea despecta (L.). – Norw. J. Zool., **1972**, vol. 20, N 1, p. 35–50.

Stauber L. The problem of physiological species with special reference to oysters and oysters drills. – Ecology, **1950**, vol. 31, N 1, p. 118–126.

Steigen A. L. Temperature effects on energy metabolism in banded and unbanded morphs of the snail Cepaea hortensis Müll. – Oecologia, **1976**, vol. 41, N 1, p. 163–173.

Stephens G. C. Dissolved organic matter as a potential source of nutrion for marine organisms. – Amer. Zoologist., **1968**, vol. 8, N 1, p. 95–106.

Stephens G. C. Uptake of naturaly occurring primary amines by marine annelids. – Biol. Bull., **1975**, vol. 149, N 3, p. 397–407.

Stewart M. G. Studies of aminoacid absorption by tissue of the bivalve mollusc Mya arenaria. – In: Ph. D. Thesis, The Queen's university of Belfast. **1975**. 212 p.

Stewart M. G., Bamford D. R. Absorption of soluble nutrients by the mid-gut of the bivalve Mya arenaria. – J. Moll. Stud., **1976**, vol. 42, N 1, p. 63–73.

Stinnakre J., Tauc L. Control neuronal response to the activation of osmoreceptors in the osphradium of Aplysia. – J. Exp. Biol., **1969**, vol. 51, N 2, p. 347–361.

Styczynska-Jurewich E. Bioenergetics of osmoregulation in aquatic animals. – Polsk. arch. hydrobiol., **1970**, vol. 17 (30), N 1/2, p. 295–302.

Styczynska-Jurewich E. Osmotic properties of capsular fluid in eggs of some snails from fresh and brackish waters. – Polsk. arch. hydrobiol., **1972**, vol. 19, N 1, p. 53–64.

Theede H. Experimentelle Untersuchungen über die Filtrationsleitung der Miesmuschel Mytilus edulis L. – Kieler Meeresforsch., **1963**, Bd 19, H. 1, S. 20–41.

Theede H. Vergleichende experimentelle Untersuchungen über zelluläre Gofrierresistenz mariner Muscheln. – Kieler Meeresforsch., **1965**, Bd 21, H. 2, S. 153–166.

Theede H., Lassig J. Comparative studies on cellular resistance of bivalves from marine and brackish waters. – Helgoländer wiss. Meeresunters., **1967**, Bd 16, H. 1, S. 119–129.

Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planctonic larvae in the Soud. – Medd. Dan. Komm. havunders. og fisk. Ser. Plankton, **1946**, Bd 4, N 1, S. 1–523.

Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. – Biol. Rev., **1950**, vol. 25, N 1, p. 1–45.

Todd M. E. Osmotic balance in Hydrobia ulvae and Potamopirgus jenkinsi (Gastropoda: Hydrobiidae). – J. Exp. Biol., **1964a**, vol. 41, N 3, p. 665–677.

Todd M. E. Osmotic balance in Littorina littorea, L. littoralis and L. saxatilis (Littorinidae). – Physiol. Zool., **1964b**, vol. 37, N 1, p. 33–44.

Turgeon K. W. Osmotic adjustment in an estuarine population of Urosalpinx cineria (Say, 1822) (Muricidae, Gastropoda). – Biol. Bull., **1976**, vol. 151, N 3, p. 601–614.

Välikangas I. Planktonogische Untersuchungen im Hafengebict von Helsingfors. – Acta Zool. Fennica, **1926**, Bd 1, S. 1–298.

Välikangas I. Uber die Biologic der Ostsee als Brackwassergebiet. – Verh. Intern. Vereinig. Limnol., **1933**, Bd 6, S. 62–112.

Vernberg F. J., Schlieper C., Schneider D. E. The influence of temperature and salinity on ciliary activity of excised gill tissue of molluscs from North Carolina. – Comp. Biochem. Physiol., **1963**, vol. 8, N 2, p. 271–285.

Vernberg W. B., Vernberg F. J. Influence of parasitism on thermal resistance of the mud-flat snail, Nassarius obsoleta. – Soc. Exp. Parasitol., **1963**, vol. 14, N 3, p. 330–332.

Vernberg W. B., Vernberg F. J. Environmental physiology of marine animals. Berlin etc., **1972**. 346 p.

Warren J. C., Cheatum S. G. Effect of neutral salt on enzyme activity and structure. – Biochemistry, **1966**, vol. 5, N 9, p. 1702–1707.

Warren J. C., Stowring L., Morales M. The effect of structure-disrupting ions of the activity of myosin and other enzymes. – J. Biol. Chem., **1966**, vol. 241, N 2, p. 309–316.

Weber H. H., Dehnel P. A. Water balance of whole animal, muscle tissue and muscle cells in the prosobranch gastropod, Acmaea scutum. – J. Exp. Zool., **1968**, vol. 168, N 3, p. 327–335.

Weel P. B. van. Observations on the osmoregulation in Aplysia juliana (Aplisiidae, Mollusca). – Ztschr. vergl. Physiol., **1957**, Bd 39, N 3, S. 492–506.

Wells G. P., Ledingham I. C. Physiological effects of a hypotonic environment. 1. The action of salines on isolated rhythmic preparations from worms (Arenicola marina, Nereis diversicolor, Perinereis cultrifera). – J. Exp. Biol., **1940**, vol. 17, N 3, p. 337–363.

Whitfield M. The evolution of the oceans and the atmosphere. – In: Environmental physiology of animals. Oxford, **1976**, p. 30–45.

Williams I. C., Ellis C. Movement of the common periwinkle, Littorina littorea (L.), on the yorkshire coast in winter and the influence of ingection with larval digenea. – J. Mar. Biol. Ecol., **1975**, vol. 17, N 1, p. 47–58.

Wilson B. R. Survival and reproduction of the mussel Xenostrobus securus (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) in Western Australian estuary: Salinity tolerance. – J. Nat. Hist., 1968, vol. 2, N 2, p. 307–328.

Winterbourn M. The New Zealand species of Potamopirgus. – Intern. J. Malacol., 1970, vol. 10, N 2, p. 283–321.

Wolda R. The effect of temperature on reproduction in some morphs of the landsnail Cepaea nemoralis (L.). – Evolution, 1967, vol. 21, N 1, p. 117.

Wolff W. J. The estuary as a habitat: An analysis of data of the soft-bottom macrofauna of estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Sheldt. – Zool. Verh., 1973, Bd 126. 242 S.

Yazaki M. On some physico-chemical properties of the pericardial fluid and of the blood of the Japanese oyster, Ostrea circumpicta, with reference to the change of milieu exterieur. – Sci. Repts. Tohoku Univ., 1929, vol. 4, N 2, p. 285–314.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Предисловие 3

Введение 4

Глава 1. Общие вопросы теории адаптации 7

Глава 2. Особенности малакофауны водоемов различной солености 22

2.1. Основные типы фауны гидробионтов и классификации водоемов по солености 22

2.2. Распространение моллюсков в водоемах различной солености 27

Глава 3. Водно-солевой обмен и устойчивость организма к экстремальным изменениям солености 33

3.1. Осморегулирующий рефлекс и его рецепторы 33

3.2. Водно-солевой обмен и факультативная псевдоосморегуляция 39

3.3. Устойчивость моллюсков к экстремальным изменениям солености 51

Глава 4. Морфо-функциональные основы осмотической толерантности 56

4.1. Функциональная пластичность организма 56

4.2. Изменения устойчивости, пластического и энергетического обмена клеток 66

4.3. Механизмы стабилизации объема клеток 90

4.3.1. Роль низкомолекулярных азотсодержащих соединений во внутриклеточной изоосмотической регуляции 92

4.3.2. Роль неорганических ионов во внутриклеточной изоосмотической регуляции 103

Глава 5. Изменения адаптивных реакций в течение жизненного цикла 109

Глава 6. Особенности адаптации моллюсков, обитающих в местах с различным соленостным режимом 121

6.1. Сезонные изменения адаптивных реакций . 121

6.2 Осмотическая резистентность и толерантность литоральных и сублиторальных моллюсков 127

6.3. Соленостные адаптации и особенности вертикального распространения эстуарных моллюсков 136

Стр.

Глава 7. Внутривидовые и межвидовые отношения при изменениях солености среды 143

7.1. Внутрипопуляционные различия адаптивных реакций на изменения солености среды 143

7.2. Межпопуляционные различия и адаптационная пластичность некоторых моллюсков Белого и Баренцева морей . 150

7.3. Влияние паразитов на систему соленостных адаптаций моллюсков 161

Глава 8. Роль адаптивных систем в эволюции малакофауны водоемов различной солености 168

Литература 186

CONTENS

Page

Forward 3

Introduction 4

C h a p t e r 1. General aspects of theory of adaptation 7

C h a p t e r 2. Peculiarities of malacofauna of waters of different salinity 22

2.1. Main types of aquatic fauna and classification of waters according to salinity 22

2.2. Distribution of molluscs in the waters of various salínity 27

C h a p t e r 3. Water-salt exchange and organism resistance to extremal salinities 33

3.1. Osmoregulation reflex and its receptors 33

3.2. Water-salt exchange and facultative pseudoosmoregulation 39

3.3. Resistance of molluscs to extremal salinities 51

C h a p t e r 4. Morpho-functional basis of osmotic tolerance 56

4.1. Functional plasticity of organism 56

4.2. The changes of resistance, plastic and energetic metabolism of the cell 66

4.3. Mechanisms of cell volume stabilization 90

4.3.1. The role of azot-containing components of low mollecular weight in intracellular isoosmotic regulation 92

4.3.2. The role of inorganic ions in intracellular isoosmotic regulation 103

C h a p t e r 5. Alterations of adaptive reactions during life cycle 109

C h a p t e r 6. Peculiarities of adaptation of molluscs, inhabiting waters with different salinity 121

6.1. Seasonal changes of adaptive reactions 121

6.2. Osmotic resistance and tolerance of intertidal and sublitoral molluscs . 127

6.3. Salinity adaptation and peculiarities of vertical distribution of estuary molluscs 136

Page

Chapter 7. Inter- and intraspecies interactions at changes of environmental salinity 143

7.1. Interpopulation variations of adaptive reaction to changes of environmental salinity 143

7.2. Intrapopulation variations and adaptive plasticity of some White and Barentz Seas molluscs. 150

7.3. Parasites influence on the system of salinity adaptation of molluscs 161

Chapter 8. Role of adaptive systems in evolution of malacofauna in waters of different salinity 168

Literature 186

Виктор Яковлевич Бергер

**АДАПТАЦИИ МОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ
К ИЗМЕНЕНИЯМ СОЛЕНОСТИ СРЕДЫ
(ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ МОРЕЙ; Т. 32 (40))**

Утверждено к печати

Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *А. А. Ройтман*
Художник *Ю. П. Амбросов*
Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *Г. А. Александрова, Т. А. Бравая* и *С. И. Семиглазова*

ИБ № 21654

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающем автомате. Подписано к печати 05.03.86. М-18595. Формат 60 X 90 1/16. Бумага офсетная № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.50. Усл. кр.-отт. 13.75. Уч.-изд. л. 16.46. Тираж 650. Тип. зак. № 937. Цена 2 р. 50 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство „Наука". Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука".
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА „НАУКА"
МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО ЗАКАЗАТЬ
В МАГАЗИНАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ КОНТОРЫ
„АКАДЕМКНИГА",
В МЕСТНЫХ МАГАЗИНАХ КНИГОТОРГОВ
ИЛИ ПОТРЕБИТЕЛЬСКОЙ КООПЕРАЦИИ.

Для получения книг почтой
заказы просим направлять по адресу:

117192 Москва, Мичуринский пр., 12, магазин „Книга — почтой" Центральной конторы „Академкнига";
197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7, магазин „Книга — почтой" Северо-Западной конторы „Академкнига"

или в ближайший магазин „Академкнига",
имеющий отдел „Книга — почтой":

480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 („Книга — почтой");
370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13 („Книга — почтой");
232600 Вильнюс, ул. Университето, 4;
690088 Владивосток, Океанский пр., 140;
320093 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 („Книга — почтой");
734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 („Книга — почтой");
375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 („Книга — почтой");
420043 Казань, ул. Достоевского, 53;
252030 Киев, ул. Ленина, 42;
252142 Киев, пр. Вернадского, 79;

252030 Киев, ул. Пирогова, 2;

252030 Киев, ул. Пирогова, 4 („Книга — почтой");

277012 Кишинев, пр. Ленина, 148 („Книга — почтой");

343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1 („Книга — почтой");

660049 Красноярск, пр. Мира, 84;

443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 („Книга — почтой");

191104 Ленинград, Литейный пр., 57;

199034 Ленинград, Таможенный пер., 2;

199034 Ленинград, 9 линия, 16;

220012 Минск, Ленинский пр., 72 („Книга — почтой");

103009 Москва, ул. Горького, 19а;

117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;

630076 Новосибирск, Красный пр., 51;

630090 Новосибирск, Академгородок, Морской пр., 22 („Книга — почтой");

142284 Протвино Московской обл., „Академкнига";

142292 Пущино Московской обл., МР „В", 1;

620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 („Книга — почтой");

700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;

700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;

700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 („Книга — почтой");

634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;

450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 („Книга — почтой");

450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49;

720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 („Книга — почтой");

310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 („Книга — почтой").